DAS KÖRPEREPITHEL VON ANODONTA CELLENSIS SCHRÖT.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT

VON

WILHELM SIEBERT
AUS CASSEL

ACAD.
LUGD BAT.
BIBL.

MIT 39 FIGUREN IM TEXT

MARBURG 1913

Von der Fakultät angenommen am 12. Februar 1913.

Referent: Geheimrat E. KORSCHELT

(Sonderabdruck aus: »Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie«. Bd. CVI, 4. Heft.)

Inhalt.

Seite

1. Einleitung und Literaturüberblick 450
2. Material und Methoden 451

I. Der Mantel.

A. Morphologie und allgemeine Histologie 452
B. Das Epithel des Mantels 460
1. Die Innenfalte des Mantelrandes 460
a. Flimmer- und Schleimzellen 460
b. Sinneszellen 462
2. Die Mittelfalte des Mantelrandes 467
3. Die Außenfalte des Mantelrandes 470
4. Die Mantelinnenfläche 471
5. Die Mantelaußenfläche 471
a. Mantellinie und Schließmuskelansatz 471
b. Schalenbildung 474
6. Die dorsale Mantelrinne 476
7. Der dorsale Mantelschlitz 476
8. Die Mantelnaht 477

II. Der Fuß.

A. Morphologie und allgemeine Histologie 480
B. Das Epithel des Fußes 481
1. Flimmer- und Sinneszellen 481
2. Intercellularräume und Wasseraufnahme 482
3. Schleimzellen 486
a. Epitheliale Schleimzellen 486
b. Subepitheliale Schleimzellen 493

III. Die Mundlappen.

A. Morphologie und allgemeine Histologie 496
B. Das Epithel der Mundlappen 599
1. Die Innenseite 599
a. Der adorale glatte Teil derselben 599

Seite
b. Das Leistenepithel 502
2. Die Außenseite 504
C. Physiologisches über die Mundlappen 506
1. Ansichten früherer Autoren 506
2. Die Flimmerströmungen der Mundlappen 507
3. Die Flimmerströmungen an der übrigen Körperoberfläche 512
IV. Anhang.
1. Das Vorkommen von Kalk im Bindegewebe 513
2. Wanderzellen 517
Literaturverzeichnis 522

1. Einleitung und Literaturüberblick.

Die vorliegende Arbeit soll sich in eine Reihe andrer Untersuchungen über die Morphologie der Najaden einfügen und eine auf eignen Untersuchungen der *Anodonta cellensis* beruhende Darstellung der Körperdecke mit Ausnahme der Schale geben, die von andrer Seite behandelt wurde (vgl. Rassbach). Somit wurde die äußere Bedeckung des Mantels, des Fußes und der Mundlappen in den Kreis der Untersuchung gezogen, während das Epithel der Kiemen als besonders differenziertes Atemepithel ausgeschlossen und ebenso wie die verschiedenen Sinnesorgane einer besonders darauf gerichteten Untersuchung vorbehalten wurden.

Die Literatur über den zu behandelnden Gegenstand ist keine umfangreiche. Im Zusammenhang ist er überhaupt nicht dargestellt worden, sondern es finden sich Angaben hierüber nur mehr nebenbei in den Arbeiten, die von einzelnen Organen der Muscheln handeln. Speziell mit den Epithelien beschäftigt sich Rawitz in seiner Arbeit über den Mantelrand der Acephalen, in der er Epithel und Bindegewebe des Mantelrandes von Vertretern aller Lamellibranchierklassen, darunter von Najaden *Unio* und *Anodonta anatina*, untersucht, hauptsächlich aber die marinen Formen berücksichtigt. — Von weiteren Arbeiten, die auch das Mantelepithel behandeln, sind zu nennen diejenigen von Moynier de Villepoix (*Anodonta*), F. Müller (*Anodonta*), List (Mytiliden) u. a., die sich mit der Struktur und Bildung der Schale beschäftigen und Angaben über den Bau und die Beteiligung der Mantelepithelien bei der Schalenbildung enthalten. — Was den Fuß der Lamellibranchier anlangt, so existieren in der Hauptsache entweder Arbeiten über eine Wasseraufnahme ins Blut oder über das Byssusorgan der einzelnen Gruppen der Lamellibranchier. Nur wenige von ihnen gehen dabei näher auf die Zusammensetzung des Fußepithels

ein und bringen Angaben über die im Fuß so zahlreich auftretenden Schleimdrüsen. Hierher gehören die Arbeiten von Hanitsch und Georgévitch, der in seinen »Recherches sur les glandes du pied des Lamellibranches« *Anodonta anatina* und *Cyclas cornea* behandelt. — Gering ist auch die Zahl der Arbeiten, die sich mit den Mundlappen der Muscheln im speziellen befassen. Neben den alten Arbeiten von Erman und Troschel liegt nur die von J. Thiele »Die Mundlappen der Lamellibranchiaten« vor, in der er neben andern *Unio pictorum* und *Anodonta cellensis* und *anatina* hinsichtlich ihrer Mundlappen vergleichend-morphologisch und -histologisch untersucht; auch auf ihre physiologische Bedeutung geht Thiele näher ein. — Die komplizierten Verhältnisse der Flimmerbewegung an der Körperoberfläche, besonders der Mundlappen, hat Wallengren in seinen beiden Arbeiten »Zur Biologie der Muscheln« einer sehr eingehenden Bearbeitung gewürdigt und hierdurch erst die physiologische Bedeutung der Mundlappen klargelegt. — Bezüglich des Vorkommens der über die ganze Körperoberfläche verstreuten einzelligen Sinneszellen sind hauptsächlich die Arbeit von Boll »Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus«, ferner die grundlegenden Arbeiten von Flemming »Die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken« und »Untersuchung über Sinnesepithelien der Mollusken« und schließlich die von Simroth »Die Sinneswerkzeuge unsrer einheimischen Wirbeltiere« zu nennen. — Die Literatur, die sich auf das Vorkommen von Kalk und von Wanderzellen im Körper von *Anodonta* bezieht, wird an den betreffenden Stellen eingehend behandelt.

2. Material und Methoden.

Das Material, das zu vorliegender Arbeit Verwendung fand, stammte zum Teil aus einem Teiche bei Marburg, zum Teil aus dem Fontäneteich zu Schloß Wilhelmshöhe bei Kassel; aus letzterem wurden besonders große Exemplare erhalten. Entweder wurden die frisch gefangenen Tiere sofort konserviert, oder sie wurden in einem großen bepflanzten Aquarium untergebracht. Als Nahrung erhielten sie feinen Grieß, der gern genommen zu werden scheint; in dem Aquarium hielten sich die Muscheln Monate hindurch vollkommen frisch, was unter anderm daraus geschlossen werden konnte, daß es bei ihnen desselben Kraftaufwandes bedurfte, um ihre Schalen zu öffnen, wie bei frisch gefangenen Tieren. Zur Beobachtung der Bewimperung und der Sinneszellen wurden kleine Stückchen aus den verschiedenen Körperregionen in

Ringerschem Gemisch untersucht. Zur Isolierung der Einzelelemente der Epithelien wurden Macerationsflüssigkeiten wie Drittelalkohol, verdünnte Kaliumbichromatlösung und schwache Methylenblaulösung neben einigen andern mit Erfolg angewendet. Zum Studium der Histologie wurden die Muscheln vor der Konservierung meist durch mehrstündiges Einlegen in eine 1%ige Cocainlösung betäubt, um die durch die Kontraktion der Muskeln bei der Konservierung entstehende Kräuselung und Faltenbildung zu vermeiden, die leicht falsche Vorstellungen hervorrufen können. Hierauf wurden entweder kleine Stücke der Schale mit daranhängendem Weichkörper mit einer Laubsäge herausgesägt und so konserviert, oder aber es wurde die Schale vorsichtig abgelöst und kleine Stückchen des Weichkörpers herausgeschnitten und für sich konserviert. Als Konservierungsflüssigkeit diente in der Hauptsache Zenkersche Flüssigkeit, doch wurden daneben auch Pikrinsalpetersäure, Sublimat, Sublimat-Eisessig, Formol und Flemmings Gemisch angewendet. Letzteres gab indessen bei nachfolgender Färbung mit Hämatoxylin nach Heidenhain ein solch ungleiches Bild der Epithelzellen, daß von seiner größeren Verwendung Abstand genommen wurde. Das konservierte und durch steigenden Alkohol entwässerte Material wurde entweder über Xylol und Xylol-Paraffin in reines Paraffin übergeführt, oder es wurde statt Xylol Chloroform angewendet, das dem absoluten Alkohol allmählich so lange zugesetzt wurde, bis reines Chloroform erreicht war; es folgte dann Überführung in Chloroformparaffin und schließlich Einbettung in reinem Paraffin. Die Stücke mit Schale mußten, wenn in Paraffin eingebettet werden sollte, vorher in salz- oder salpetersaurem Alkohol entkalkt werden; erfolgte die Einbettung in Celloidin nach der gewöhnlichen Methode, so wurden erst die eingebetteten Stücke langsam in salpetersaurem Alkohol entkalkt. Schließlich wurden Schnittserien von 3—15 μ Dicke angefertigt, die mit Hämatoxylin nach Heidenhain, Hämalaun, Methylenblau, Orange G-Hämatoxylin, Hämatoxylin-Eosin und Säurefuchsin nach van Gieson gefärbt wurden.

I. Der Mantel.

A. Morphologie und allgemeine Histologie.

Vom Rücken der Muschel entspringt als paarige Hautduplikatur der Mantel, der mit einem rechten und linken Mantellappen den Rumpf der Muschel umgibt und außen die Schale trägt. Die beiden Mantellappen umgrenzen die Mantel- oder Atemhöhle, in die der Fuß, die

Mundlappen und die Kiemen hineinragen. Während der eigentliche Mantel einen nur geringen Dickendurchmesser hat, ist sein freier Rand, von C. Schneider mit »Faltenkante« bezeichnet, durch eingelagerte Muskelmassen verdickt. Fig. 1 stellt einen Querschnitt durch die Mitte des Mantelrandes mit daranhängender Schale dar. Man sieht im Mantelrand drei starke Muskelzüge, die senkrecht zum äußeren Rand nach innen verlaufen; die beiden äußeren ziehen unter dem Epithel hin, während der mittlere und wichtigere, der sogenannte »Kantenmuskel«, in den äußersten Teil des Mantelrandes ausstrahlt und schräg aufsteigend zur Außenseite des Mantels verläuft. Hier vereinigt er sich mit dem unter dem Schalenepithel herlaufenden Muskelzug und inseriert durch Vermittlung des Mantelaußenepithels an der Innenseite der Schale (Fig. 1 *ml*); er ruft an ihr einen deutlich sichtbaren Eindruck, die »Mantellinie«, hervor, die parallel dem Schalenrand in einiger Entfernung verläuft und im vorderen und hinteren Teil der Schale in die Eindrücke der beiden großen Schließmuskeln übergeht. Der Kantenmuskel hat die Aufgabe, beim Schließen der Schalen den sonst etwas aus der Schale hervorragenden Mantelrand in diese zurückzuziehen (Fig. 2). Andre Muskelzüge, die durch ihre Kontraktion den Kantenmuskel unterstützen, verlaufen parallel zum Schalenrand und sind daher in der Fig. 1 quergetroffen, und ein drittes System verbindet die innere und die äußere Manteloberfläche. Im eigentlichen Mantel kommen nur wenig muskulöse Elemente vor. Als differenzierte Mantelmuskulatur hat man die beiden großen Adductoren oder Schalenschließer anzusehen, die als Antagonisten des Ligamentes wirken, das als elastisches Band die beiden Schalenhälften auseinanderzuziehen sucht. Erschlaffen

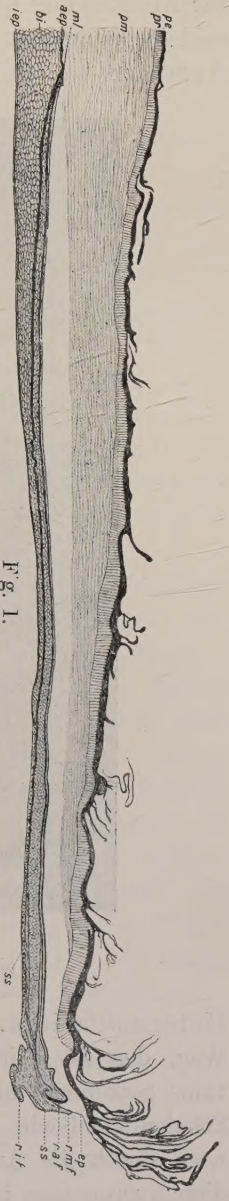

Fig. 1.
Übersichtsbild eines Querschnittes durch den Mantelrand mit Schale einer älteren *Anodonta*. Celloidinschnitt. Vergr. 16.

daher beim Tode des Tieres die Adductoren, so klafft die Schale. Der vordere Schließmuskel verläuft vor der Mundöffnung, der hintere vor der Afteröffnung quer durch den Körper. Das Größenverhältnis der beiden Adductoren wird in der Systematik verwendet; da bei *Anodonta* der hintere Adductor der stärkere ist, gehört sie zu den

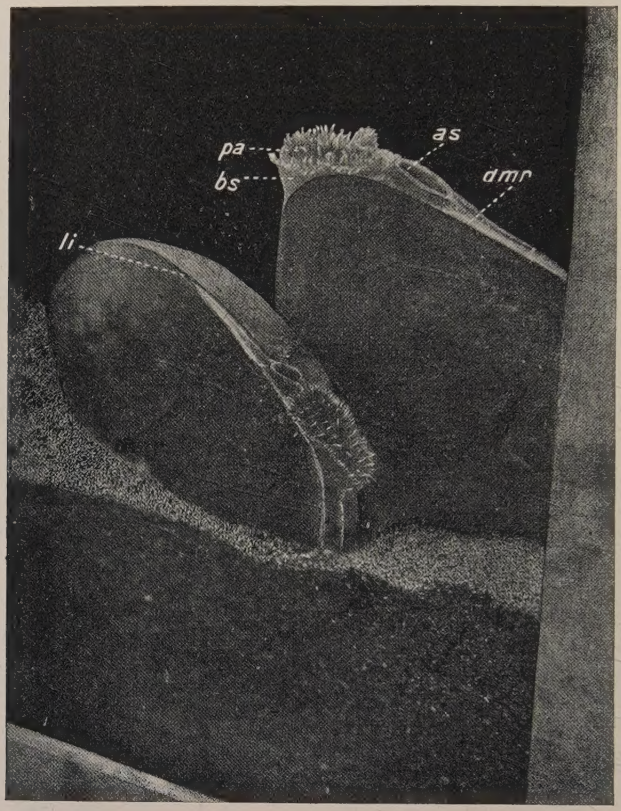

Fig. 2.
Photographie lebender Anodonten. Vergr. $^1/_1$.

Heteromyariern. Die Insertionsstellen der Schließmuskel und den Weg, den sie beim Fortrücken an der Schale während des Wachstums genommen haben, kann man als deutliche Eindrücke an der Schaleninnenfläche beobachten. Der Weichkörper ist dann weiter noch durch die Aufhängemuskeln des Fußes, die weiter unten mit diesem zusammen besprochen werden sollen, mit der Schale verbunden.

Nach obigen Darlegungen hat man also als freien Mantelrand das Stück des Mantels bis zur Mantellinie zu bezeichnen (Fig. 1). Wie die

Figur zeigt, teilt sich der Mantelrand distalwärts in drei Falten. B. Rawitz unterscheidet am Mantelrand zwei Hauptfalten, eine Außenfalte und eine Innenfalte; letztere teilt sich wieder in vier Lamellen. Diese Lamellen, wie sie Rawitz nennt, sind aber nur durch die bei der Konservierung hervorgerufenen Muskelkontraktionen entstanden; denn betäubt man vor der Konservierung die Muschel durch mehrstündiges Einlegen in eine verdünnte Cocainlösung (1%), so findet man stets drei Falten, die konstant auftreten: die Innenfalte (Fig. 1 *rif*), die Mittelfalte (*rmf*) und die Außenfalte (*raf*). In der Figur tritt die Innenfalte etwas gegen die beiden andern zurück, was etwa der Lage entspricht, wenn die Schale geschlossen ist. Ist aber die Schale geöffnet, wenn z. B. die Muschel umherkriecht, so sind die Innenfalten beider Mantellappen weit vorgestreckt, so daß sie sich mit ihren Spitzen berühren und die Mantelhöhle schließen, wie es Fig. 2 sehr schön zeigt. Die Mittelfalte trägt auf ihrer Außenseite ein dünnes organisches Häutchen, das »Periostracum« oder die »Epicuticula« (*ep* Fig. 1), wie Rawitz es nennt, das allmählich an Dicke zunimmt und die äußerste Schicht der Schale bildet (Fig. 1 *pe*). Die Außenfläche der Außenfalte liegt der Schale an.

Die Mantelhöhle ist in ihrer ganzen Ausdehnung vom vorderen bis hinteren Schließmuskel offen. In der Gegend des hinteren Adductors, an der Verwachsungsstelle der Kiemen mit den Mantellappen (vgl. Fig. 34 u. 35), bildet der Mantel dadurch, daß sich seine Ränder zu zwei kurzen Röhren zusammenlegen, ohne jedoch zu verwachsen, die größere ventral gelegene Einströmungs- oder Branchialöffnung (Fig. 2 *bs*; Fig. 34 u. 35 *bs*) und die kleinere dorsal gelegene Ausströmungs- oder Analöffnung (Fig. 2 *as*; Fig. 34, 35 *as*). Nach Lang und Rawitz besitzen *Unio* und *Anodonta* eine durch eine Verwachsungsstelle vom großen Mantelschlitz getrennte Analöffnung. Dorsal von der letzteren verwachsen allerdings die beiden Mantelränder (Fig. 2 *dmr*; Fig. 35 *dmr*), ventral, zwischen Anal- und Branchialöffnung, ist aber von einer Verwachsung nichts zu bemerken, wie schon erwähnt wurde und auch aus Fig. 35 zu ersehen ist. Eine Trennung der beiden Stromsysteme wird dadurch bewirkt, daß jederseits von der Verwachsungsstelle der Kiemen mit dem Mantel eine Falte, die Interspihonalfalte (Fig. 35 *isf*), bis zum Mantelrand zieht, die zusammen mit der der Gegenseite durch einfaches Aneinanderlegen die beiden Öffnungen trennt. Da die so entstehenden Rohre etwas über den Schalenrand hinaus hervorgestreckt werden können, bezeichnet man sie auch oft als »Siphonen«. Der Branchialsipho ist, wie die Fig. 2

zeigt, durch den Besitz von mehreren Reihen kegelförmiger Papillen ausgezeichnet (*pa*), die mit Sinneselementen versehen sind. Diese Papillen sind derart angeordnet, daß die der hinteren Reihen die Lücken in den vorderen ausfüllen. Auch zeichnen sich die Papillen der letzten, gewöhnlich vierten Reihe durch geringe Anzahl und größeren Dickendurchmesser aus. Dorsalwärts vom Analsipho verwachsen die beiden

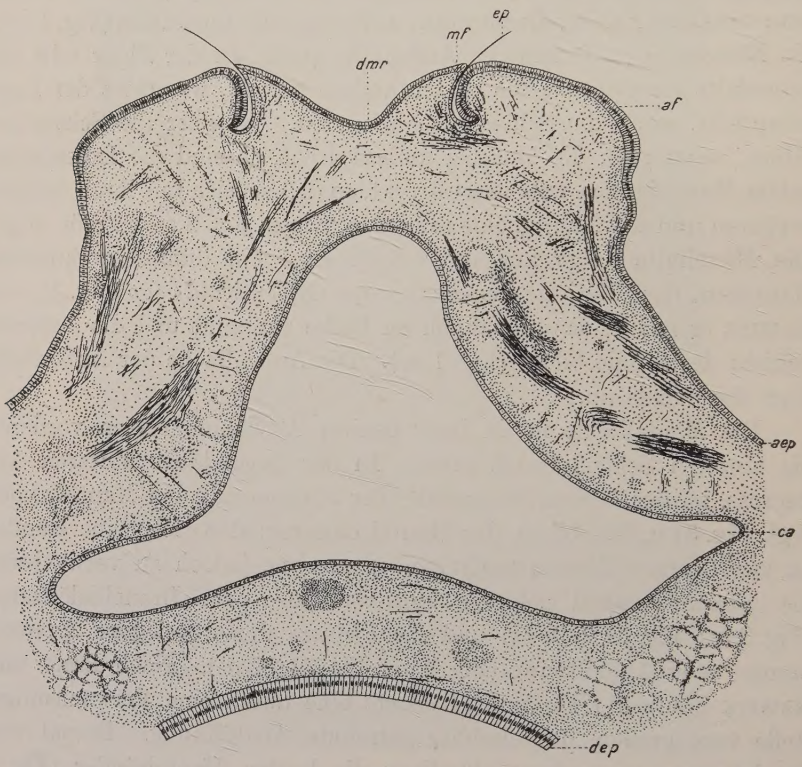

Fig. 3.

Übersichtsbild eines Querschnittes durch den Kanal (*ca*), welcher den dors. Mantelschlitz mit der Cloake verbindet, mit dors. Mantelrinne (*dmr*) und Enddarm (*dep*). Vergr. 22.

Mantelränder auf eine kürzere oder längere Strecke, die bei den einzelnen Individuen verschieden lang ist, indem ihre Innenfalten und zum Teil auch die Mittelfalten miteinander verschmelzen. Dabei bilden sie eine rinnenartige Vertiefung, die »dorsale Mantelrinne«. Fig. 2 (*dmr*) zeigt sie in ihrem Verlauf am Tier und Fig. 3 (*dmr*) ist ein Querschnitt durch diese Gegend. Kurz hinter dem Ligament (Fig. 2 *li*) weichen dann die beiden Mantelränder noch einmal auseinander, um

den »dorsalen Mantelschlitz« zu bilden; Fig. 4 (*dms*) stellt einen Querschnitt durch ihn dar. Bronn erwähnt den dorsalen Mantelschlitz als einen von den Siphonen getrennten Schlitz, der »dieser vorgerückten Lage ungeachtet öfters als abgesonderter Afterschlitz gedeutet wird«. Nach Wallengrèn und Lang kommen mehrere solcher Öffnungen hier vor; während sie aber nach Lang durch Teilung der Analöffnung entstanden sind, hält sie Wallengren für »offenbar zurückgebliebene Teile eines dorsalen Mantelschlitzes«. Bei der hier untersuchten Art ließen sich nur selten zwei Öffnungen an dieser Stelle beobachten, in

Fig. 4.
Übersichtsbild eines Querschnittes durch den dors. Mantelschlitz. Vergr. 26.

weitaus den meisten Fällen war nur eine vorhanden, die in ihrer Ausdehnung stark variierte. Volle Klarheit über seine Herkunft und Bedeutung dürfte allein durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen gewonnen werden. Der dorsale Mantelschlitz führt basalwärts in einen Kanal (Fig. 3 *ca*), der oberhalb des Enddarmes (*dep*) analwärts verläuft und oberhalb des Afters in den Cloacalraum mündet, der von der großen Mantelhöhle infolge der Verwachsung der Kiemen abgetrennt wird. Da sich der dorsale Mantelschlitz im Gegensatz zu dem Branchial- und dem Analsipho bei klaffender Schale nicht aus ihr hervorstreckt, ja sich garnicht öffnet, sondern geschlossen bleibt, so ist er als rudimentärer, nicht mehr funktionierender Mantelschlitz anzusehen.

Vor dem dorsalen Mantelschlitz verwachsen dann die beiden Mantelränder wieder und bleiben es nun bis zum vorderen Schließmuskel. Sie bilden so die »Mantelnaht«, die aber nicht bloß durch die Ver-

Fig. 5.
Übersichtsbild eines Querschnittes durch die Mantelnaht unter dem Ligament. Vergr. 50.

schmelzung der Innen- und Mittelfalten der beiden Mantelränder entsteht, sondern hier verwachsen jetzt auch die Außenfalten, so daß sich ein Rückenwulst ergibt, der besonders unter dem hinteren Teil des Ligamentes stark ausgebildet ist. Nach dessen vorderem Ende zu nimmt der Wulst an Umfang langsam ab und ist vor dem Ligament als solcher nicht mehr zu erkennen. Fig. 5 gibt einen Querschnitt durch die Mantelnaht unter der Mitte des Ligaments wieder und Fig. 6 einen solchen vor dem Ligament.

Fig. 6.
Übersichtsbild eines Querschnittes durch die Mantelnaht vor dem Ligament. Vergr. 50.

Im allgemeinen zeigt der Mantel eine gelbgraue Färbung und ist oft glasartig durchsichtig, so daß man die darunter gelegenen Organe durchschimmern sieht, so besonders im dorsalen Teil. Pigment findet sich in Form kleiner gelbbrauner Körnchen im Epithel des Mantelrandes,

wo es in besonderer Menge und fast schwarzer Nüance in der Gegend der Branchial- und Analöffnung vorkommt, im Epithel der dorsalen Mantelrinne und im hintersten Teil des Rückenwulstes der Mantelnaht. — Innerviert wird der Mantel vom Cerebral- und Visceralganglion; von letzterem geht der »große hintere Mantelnerv« zu den Papillen des Branchialsipho. An größeren Blutgefäßen ist im Mantel das Ringgefäß zu erwähnen, das von der vorderen und hinteren Mantelarterie gebildet wird und im Mantelrand verläuft. — Überall wird der

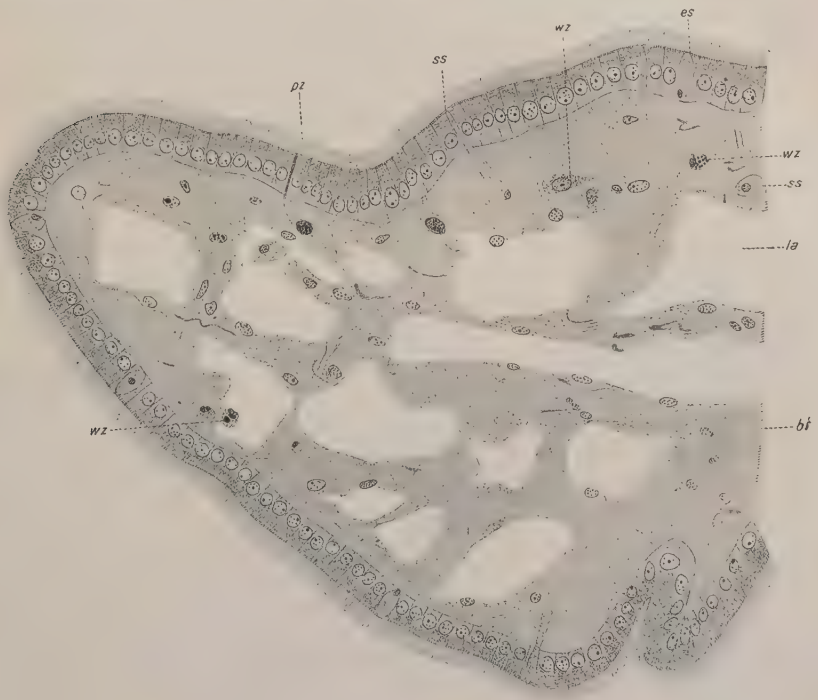

Fig. 7.
Querschnitt durch die Innenfalte des Mantelrandes. Vergr. 380.

Mantel von einem einschichtigen Epithel bekleidet, das auf der Innenseite mit Flimmern versehen ist. Zwischen den indifferenten Deckzellen liegen zerstreut Sinneszellen und Schleimzellen. Im Bindegewebe finden sich Langersche Blasen (Fig. 1 *bi*; Fig. 18 *lbl*); sie bilden ein ziemlich regelmäßiges Maschennetz, das ganz vorn im Mantelrand nicht so deutlich hervortritt, da es hier durch lacunäres Schwellgewebe verdrängt ist (Fig. 7 *la*). Dieselben Verhältnisse finden sich im eigentlichen Mantel, dort wo die Mantelreservoire sich befinden. Die Langer-

schen Blasen zeichnen sich durch ihre Armut an Protoplasma und ihren Gehalt an Glycogen aus; der runde Kern ist wandständig. Sonst findet man außer Wanderzellen hin und wieder im Bindegewebe Einschlüsse parasitärer Natur. So sind die Entwicklungsstadien der in der Mantelhöhle zwischen den Kiemen lebenden Milbe *Unionicola* (*Atax*) *ypsilophora* häufig zu treffen, ebenso wie die der Distomee *Gasterostomum fimbriatum*, die im Darm verschiedener Fische parasitiert und deren Cercarie unter dem Namen »Bucephalus« bekannt ist. Das Vorhandensein der Parasiten macht sich schon äußerlich durch hellere Färbung an den betreffenden Stellen bemerkbar.

B. Das Epithel des Mantels.

1. Die Innenfalte des Mantelrandes.

a. Flimmerzellen und Schleimzellen.

Die Innenfalte des Mantelrandes zeigt ein typisches Flimmerepithel (Fig. 7), das wie alle übrigen Epithelien des Mantels durch eine stets deutlich wahrnehmbare Basalmembran gegen das Bindegewebe hin abgegrenzt ist. Es setzt sich aus kubischen Zellen zusammen, in deren Mitte ein großer, fast kugelförmiger Kern mit deutlichem Nucleolus und körnigem Chromatin gelegen ist. Das Protoplasma ist feinkörnig und mehr auf den proximalen Teil der Zelle beschränkt, da der distale Teil von grobkörnigem Pigment von gelber bis dunkelbrauner Farbe angefüllt ist. Die Wimpern sind sehr hinfällig und erhalten sich meist nur gut, wenn man die Muschel vor der eigentlichen Fixierung erst einige Minuten in Formol gebracht hat. Sie durchbohren die feine Cuticula der Epithelzellen und wurzeln in einer dicht darunterliegenden Reihe von Basalkörperchen, die indessen bei Konservierung mit Zenkerscher Lösung nicht so deutlich hervortreten. Wendet man aber Flemmingsche Lösung oder Pikrinsalpetersäure an und färbt dann mit Eisenhämatoxylin, so grenzen sie sich scharf ab; eine Fortsetzung der Wimpern in das Protoplasma der Zelle hinein ließ sich jedoch auch dann nicht wahrnehmen. Zwischen den indifferenten Flimmerzellen liegen Schleimzellen (Fig. 7 *es* und 8), die meist umfangreicher als jene sind und sie im Stadium tätiger Secretion zusammendrängen, wie in Fig. 8 zu sehen ist. In der Literatur werden diese Schleimzellen als »Becherzellen« bezeichnet; aus Gründen aber, die weiter unten, im Kapitel über den Fuß, näher ausgeführt werden sollen, wird diese Bezeichnung hier nicht angewendet. Für sie wurde der Name »epitheliale Schleimzellen« gewählt zum Unterschied von

den gleich zu besprechenden »subepithelialen Schleimzellen«, die als Drüsenzellen bisher beschrieben wurden. Die epithelialen Schleimzellen können verschiedene Gestalt zeigen, doch sind sie meist oval. Der Inhalt färbt sich bei Doppelfärbung mit Orange G-Hämatoxylin veilchenblau, mit Hämatoxylin-Eosin violett und gibt also die Reaktion auf Mucin. Die Fig. 8 zeigt ein Stadium, auf dem die Zelle sich in vollster Secretionstätigkeit befindet. Ihr Kern ist kleiner als der der benachbarten Flimmerzellen und enthält keinen Nucleolus, sondern nur fein verteiltes Chromatin, dessen dichte Lagerung die intensive Färbung des Kernes bedingt.

Fig. 8.
Epitheliale Schleimzellen im Flimmerepithel der Innenfalte des Mantelrandes. Vergr. 930.

Außer diesen nur im Epithel gelegenen Schleimzellen gibt es noch andre (Fig. 1; Fig. 7 *ss*), die subepithelial gelegen sind und durch einen schmalen Ausführungsgang zwischen den Epithelzellen nach außen münden; es sind dies die schon erwähnten subepithelialen Schleimzellen. Für den Mantelrand von *Anodonta anatina* gibt Rawitz an: »Nur in den vordersten Partien desselben, in der Nähe des vorderen Schließmuskels zeigt sich die Situation insofern verändert, als hier der Schleim an Drüsen gebunden ist, die als vielzellige Gebilde erscheinen und durch Becherzellen nach außen münden.« Aus der beigegebenen Zeichnung zu schließen, meint Rawitz die Innenfalte des Mantelrandes; er zeichnet aber weder Zellgrenzen noch Kerne in seine vielzelligen Drüsen. Auf Schnitten von *Anodonta cellensis* waren vielzellige Drüsen nicht zu finden; dagegen ließen sich im ganzen Mantelrand, nicht nur »in den vordersten Partien« desselben, in der Innenfalte und zum Teil auch in der Mittelfalte einzellige

Fig. 9.
Subepitheliale Schleimzellen im Flimmerepithel der Innenfalte des Mantelrandes. Vergr. 930.

subepitheliale Schleimzellen feststellen. Sie dringen mitunter tief ins Bindegewebe ein (Fig. 9) und liegen oft in größerer Anzahl nahe beieinander. Da man auf Schnitten die langen schmalen Ausführungsgänge meist nicht vollständig trifft, so können mehrzellige Drüsen vorgetäuscht werden. Der Kern liegt im basalen stets bauchig angeschwollenen Teil der Schleimzelle und ist relativ sehr klein. Ebenso wie die epithelialen Schleimzellen geben auch die subepithelialen Mucinreaktion. Wenn Rawitz angibt, daß die Drüsen »durch Becherzellen nach außen münden«, so ist aus seiner Figur nicht zu entnehmen, wie das geschieht. Man kann sich auch kaum vorstellen, wie die subepitheliale Schleimzelle durch die im Epithel gelegene nach außen münden sollte, da es sich um zwei gesonderte, für sich existierende secretorische Elemente handelt. Außerdem müßte man dann auch in der »Becherzelle« einen Kern finden; es ist mir jedoch nicht gelungen, in meinen Präparaten dergleichen festzustellen. Die subepithelialen Schleimzellen münden einfach zwischen den Epithelzellen durch einen meist schmalen Ausführungsgang nach außen.

Die Schleimzellen, sowohl die epithelialen wie die subepithelialen, stellen eine Art Schutzorgan dar, indem sie die Körperoberfläche in das von ihnen produzierte Secret einhüllen, ebenso wie sie damit in die Mantelhöhle eindringende Fremdkörper durch Umhüllung mit Schleimmassen unschädlich machen können; anderseits pflegen sie Nahrungskörper darin einzubetten und diese so vermittels gewisser Flimmerströmungen zum Munde zu befördern. Davon wird weiter unten noch die Rede sein.

b. Sinneszellen.

Im Bereiche des Branchialsipho trägt die Innenfläche der Innenfalte vier Reihen kegelförmiger Papillen (Fig. 2 *pa*). Man bezeichnet diesen Teil daher auch als »Zacke«. Auf Schnitten durch die Zackengegend sieht man, daß das Epithel der Papillen fast dasselbe Aussehen hat wie das Innenfaltenepithel. Es sind ebenfalls Flimmerzellen mit großem runden bis ovalen Kern. Schleimzellen kommen jedoch im Epithel der Papillen nicht vor. Untersucht man eine Papille lebend, so sieht man oft, nicht immer, bei starker Vergrößerung und geeigneter Beleuchtung zwischen den lebhaft schlagenden Flimmern hin und wieder konische Gebilde, die stark lichtbrechend sind und sich nicht bewegen (vgl. Fig. 10 *sb*). Es sind die von Boll als Borstenhaare bezeichneten Sinneshaare, die zu ganz anders gearteten Zellen gehören als die gewöhnlichen Flimmern. Boll beschreibt sie als schlanke Spitzen oder

Haare, »die ähnlich wie der Dorn aus dem Zweig aus der Cuticula hervorkommen; es sind aber keine starren Cuticularschichten, sondern weiche biegsame Haare«. Später hat sie Flemming bei verschiedenen Mollusken untersucht und dabei festgestellt, daß die Borstenhaare Bolls keine einheitlichen Gebilde sind, sondern aus einer Anzahl Härchen bestehen, die im Leben meist zusammenkleben und oft erst bei Zusatz von Reagenzien auseinanderfallen. Bei *Anodonta piscinalis* fand er, daß sie hier kürzer und dicker als bei *Mytilus* sind und sich besonders leicht aus mehreren Haaren zusammengesetzt kundgeben. »Die Bündel sind hier oft so breit, daß ich anfangs glaubte, in ihnen die Enden von becherförmigen Organen vor mir zu haben, wie sie Boll in der Haut mehrerer Mollusken schildert, bis mich die Isolation eines andern belehrte. Es ist noch zu bemerken, daß nicht bei jedem Tier und auch nicht an allen Papillen die Bündel gleich zahlreich und gleich lang sind, manchmal sehr kurz und stumpf — wie abgenutzt — erscheinen.« Die Sinnesborsten von *Anodonta cellensis* können ebenfalls ziemlich breit sein, wie Fig. 10 zeigt; auch hier variiert ihre Zahl bei den einzelnen Individuen und an den einzelnen Papillen stark.

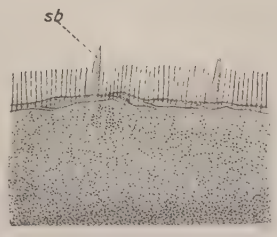

Fig. 10.
Stück aus dem Analsipho nach dem Leben mit Sinnesborsten zwischen den Flimmern. Vergr. 560.

An einer macerierten Papille erkennt man, daß das vorher einheitlich erscheinende Epithel neben den indifferenten Flimmerzellen noch andre aufweist, die besonderen Bau zeigen. Zur Maceration eignen sich am besten neben verdünnter Kaliumbichromatlösung (5%) Ranviers Drittelalkohol und verdünnte Pikrinsäure, doch ist die Einwirkung dieser Reagenzien zu verschieden, als daß man nähere Angaben über die Dauer der Einwirkungszeit geben könnte. Während das eine Mal z. B. Drittelalkohol schon nach drei Tagen gute Präparate lieferte, waren ein andres Mal die Objekte nach 14 Tagen noch nicht maceriert. An einem Stückchen Zacke mit mehreren Papillen zeigte eine einzige keine Flimmerzellen mehr, während an den andern das Epithel noch völlig intakt war und noch dichten Flimmerbesatz aufwies. Durch die Maceration werden die indifferenten Flimmerzellen abgelöst, so daß man sie in der Flüssigkeit umherschwimmen sieht. Sie besitzen am proximalen Ende eine besenartige Ausfaserung, wie es Fig. 11 wiedergibt. Das distale Ende ist etwas gewölbt und zeigt einen stark lichtbrechenden breiten Saum; die Flimmern sind nur selten noch

erhalten. Demgegenüber sitzen die anders gestalteten Zellen der Papille noch auf (Fig. 12). Es sind schmale, lange Zellen mit feinkörnigem Protoplasma, die sich am distalen Ende zu einem mehr oder weniger scharf abgesetzten Köpfchen verbreitern können. Dieses trägt einen schmalen, stark lichtbrechenden Cuticularsaum, der im Gegensatz zu den indifferenten Flimmerzellen eine gerade Linie bildet. Flemming zeichnet ihn geschlossen und von den etwas in die Substanz des Köpfchens hineinragenden Sinneshaaren durchbohrt. Bei sehr starker Vergrößerung ist indessen, wie auch schon Rawitz hervorhebt, an gut erhaltenen Zellen deutlich zu erkennen, »daß der freie Rand kein einheitliches Gebilde ist, sondern aus einer doppelten, durch zarte parallele Stränge verbundenen Knöpfchenreihe besteht. In der äußersten Reihe wurzeln die Borsten; sie setzen sich aber durch die die Knöpfchen der zweiten Reihe verbindenden Stränge in die Substanz der Zelle fort, wie dies Flemming ganz richtig beobachtet hat, und sind hier bis tief in den Hals hinein zu verfolgen«. Die »äußerste Reihe« stellt eben die verdickten Bulbi der Wimpern dar, die durch einen feinen Cuticularsaum verbunden sind, und die »Knöpfchen der zweiten Reihe« sind die Basalkörperchen (Fig. 12). Bringt man die macerierte Papille für einige Zeit in eine Lösung von 1‰ Osmiumsäure, so kann man oft die Sinneshaare bei geeigneter seitlicher Beleuchtung noch eine Strecke weit in das Protoplasma hinein verfolgen, wie es Fig. 12 zeigt. Das proximale Ende der Sinneszellen ist ebenfalls verdickt und ist in das Bindegewebe verlagert. Es enthält den großen Kern, der rund oder oval ist und reichlich Chromatin enthält, und läuft spitz in einen Faden aus, an dem

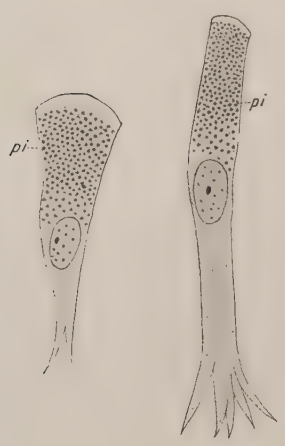

Fig. 11.

Deckzellen des Mantelrandes mit besenartiger Ausfaserung am proximalen Ende, Pigment führend. Nach einem Macerationspräparat. Vergr. 930.

Fig. 12.

Pinselzelle mit Sinneshaaren und Nervenfaser. Nach einem Macerationspräparat. Vergr. 930.

man manchmal die Zelle in der Flüssigkeit umherpendeln sehen kann, wenn sie etwas aus dem Gewebe hervorgezerrt wurde. Manchmal auch hat sich eine solche Zelle mit ihrem Faden ganz losgelöst, und dann bemerkt man, daß der Faden mit kleinen Anschwellungen versehen ist und sich so als Nervenendfaser zu erkennen gibt (Fig. 12). »Sieht man von letzterem ab«, sagt Flemming, »so hat das ganze Ding Ähnlichkeit in der Form mit einem am Stielende kolbig verdickten Pinsel, und ich will es daher zum Unterschied von den übrigen Zellen der Oberhaut, im Folgenden als 'pinselförmige Zelle' bezeichnen.« Nach Flemming inseriert die Nervenendfaser oft seitlich; zuweilen erschien es ihm auch, als setze sie sich bis an oder gar in den Kern fort. Er hatte hierzu die Pinselzellen einige Zeit in verdünnte Osmiumsäure gelegt und gibt selbst an, daß das Protoplasma durch Schrumpfung verunstaltet war und der Stiel oft schraubenmäßig gewunden aussah. An den gleichen Objekten, die ebenfalls mit Osmiumsäure behandelt, aber gut erhalten geblieben waren, ließ sich ein Eindringen der Nervenendfaser nicht feststellen.

Apáthy, der sich in seinen »Studien zur Histologie der Najaden« ebenfalls mit den Pinselzellen beschäftigte, konnte keinen Nervenfaden beobachten. Nach ihm ist die Pinselzelle kein einheitliches Gebilde, sondern besteht aus zwei Zellen, einer der Oberfläche zugekehrten spindelförmigen Epithelzelle mit länglichem Kern und schwarzem Pigment und einer mehr oder minder tief in das subepitheliale Gewebe eindringenden kegelförmigen Ganglienzelle mit rundem Kern nnd grobkörnigem gelbem Pigment. Die Ganglienzelle wird durch einen eigentümlichen Entwicklungsgang von der Epithelzelle meist eingeschlossen, und von ihr zieht ein verbindender Protoplasmafortsatz nach dem Kern der Epithelzelle hin. Wie schon Rawitz bemerkt, befindet sich hier Apáthy in einem Irrtum. Das Protoplasma des Köpfchens ist zwar manchmal etwas grobkörnig, aber ein Kern war darin niemals zu beobachten. Flemming sah manchmal »um die hineindringenden Füße der Härchen herum etwas körnige Masse, gleich als läge dort um diese her noch irgendein differenziertes, axiales Gebilde; doch kann ich nicht entscheiden, wie viel von dieser Erscheinung künstlich durch das Macerationsmittel hervorgebracht sein mag«. Ein besonderes »axiales Gebilde« war nie zu beobachten, sondern höchstens eine etwas gröbere Protoplasmastruktur. Pigment ließ sich ebenfalls niemals wahrnehmen, da gerade auch der Mangel hieran die Pinselzellen vor den indifferenten Flimmerepithelzellen auszeichnet; wie auch Flemming angibt, daß er in einigen Zellen im Köpfchen einige dunklere

Pigmentkörner »öfter nur äußerlich anheftend oder auch vor dem Kern« antraf. Daß die Pinselzellen tatsächlich mit dem Nervensystem in Verbindung stehen, wies Flemming nach, indem er macerierte Papillen in Osmiumsäure härtete und zwischen Hollundermark schnitt. Er fand dann, daß der feine Faden sich rückwärts in die Ausläufer des die Papillen versorgenden Mantelnerven fortsetzte. Auf Schnitten sind die Pinselzellen schwer vollständig zu erhalten, da ihre Mitte sehr schmal ist und man sie wegen ihrer Länge nur selten auf einen Schnitt bekommt, wie es die Figuren 7 (*pz*) und 13 zeigen; sie haben dieselbe Form wie die in Fig. 12 wiedergegebene Sinneszelle eines Mazerationspräparates. Der runde Kern enthält einen deutlich hervortretenden Nucleolus neben körnigem Chromatin. An der linken Pinselzelle (Fig. 13)

Fig. 13.
Pinselzellen im Flimmerepithel der Innenfalte des Mantelrandes. Vergr. 930.

ist die Nervenendfaser zu sehen, die körnige Anschwellungen erkennen läßt und den basalen angeschwollenen Teil der Sinneszelle etwas umspinnt; ein Eindringen in die Zelle war nicht festzustellen.

Was nun die Funktion der Pinselzellen anlangt, so faßt sie Flemming, ebenso wie schon Boll, auf als Neuroepithelien, die als »Endgebilde der sensiblen Hautnerven die Gefühlszellen der Mollusken sind«. Sie sind daher an der ganzen nicht von der Schale bedeckten Körperoberfläche verteilt, wenn sie auch an einigen besonders wichtigen Stellen zahlreicher auftreten. So sagt Simroth: »Die hauptsächlichste Sonderung und Lokalisierung des Gefühls findet bei unsern Muscheln sicher in den kurzen Papillen statt, welche die Einfuhröffnung des Mantels für das Wasser umstehen. Es spricht dafür ihr Fehlen am Ausfuhrsipho, so wie weiter der außerordentlich reiche Besatz mit

einfachen und komplizierten, sehr kräftigen Tastborsten. Diese stehen namentlich dicht nach der freien Spitze zu, welche zugleich durch Pigmentarmut sich auszeichnet. Das Epithel wimpert dabei sehr stark, doch scheinen die Cilien den dunkel pigmentierten Epithelzellen zu fehlen. Es unterliegt kaum einem Zweifel, daß uns hier, nebst dem Ohre, das wichtigste Sinnesorgan der Blätterkiemer vorliegt«. Darauf ist zu sagen, daß allerdings die Papillen des Branchialsiphos mit zahlreichen Sinneszellen versehen sind, da sich hier die Haupteingangspforte in die Mantelhöhle befindet, durch die das Atemwasser mit den darin suspendierten Körpern einströmt. Ist der Branchialsipho aus der Schale hervorgestreckt, so werden die einzelnen Papillen durch bestimmte Muskeln noch besonders von der Innenfalte steil aufgerichtet, um eine möglichst große Menge des einströmenden Atemwassers zwischen sich durchfließen zu lassen. Daß die Papillenspitze »durch Pigmentarmut sich auszeichnet«, kommt mitunter vor, ist aber keineswegs die Regel und findet sich auch nicht gleichzeitig bei allen Papillen eines Tieres. Stets aber sind alle Zellen bewimpert, auch die »dunkel pigmentierten«. Fehlen dem Analsipho nun auch die Papillen, so kommen die Sinneszellen auch da in großer Anzahl vor. Fig. 10 gibt ein Stück vom Analsipho mit zwei Sinnesborsten, nach dem Leben gezeichnet, wieder. Aber auch sonst findet man Sinneszellen häufig; so stammen die Schnitte, nach denen Fig. 7 und 13 gezeichnet wurden, aus der Mitte des Mantelrandes.

2. Die Mittelfalte des Mantelrandes.

Das Epithel der Innenfalte geht über in das der Innenseite der Mittelfalte (Fig. 1 *rmf*). Die Zellen zeigen denselben Habitus und führen Pigment, sind aber nicht bewimpert; nach der Spitze der Mittelfalte zu strecken sie sich und werden schmäler und höher. Vereinzelt kommen auch epitheliale und subepitheliale Schleimzellen vor. — Ein ganz andres Aussehen hat die Außenfläche der Mittelfalte (Fig. 14 *maep*, Fig. 15). Sie besitzt ein niedriges kubisches Epithel, das die Matrix eines dünnen organischen Häutchens darstellt. Es ist dies das »Periostracum« oder die »Epicuticula« von Rawitz, die während ihres Verlaufes an dieser Zellschicht stetig an Stärke zunimmt (*ep*). Hat die Epicuticula das Epithel verlassen, so biegt sie nach außen um und bildet die äußere Schicht der Schale (Fig. 1 *pe*). Die Faltungen (*f*) des Periostracums erklärt Rassbach »durch stärkere Produktion von Periostracumsubstanz entstanden als notwendig war, um die Verbindung zwischen Mantelrandfalte und Schalenrand in Form einer glatten

Membran herzustellen«. Das kubische Epithel (Fig. 14 u. 15) wird von flachen, niedrigen Zellen gebildet, die sich meist nicht scharf voneinander abgrenzen, jedoch stets von dem darunterliegenden Bindegewebe durch eine deutlich hervortretende Basalmembran geschieden sind. Die Höhe der Zellen ist sehr verschieden, wie es besonders in Fig. 15 zu sehen ist. Es kann dies seinen Grund in dem verschieden starken Substanzverbrauch bei der Bildung des Periostracums haben, vielleicht dient es auch als Mittel zu seiner besseren Verankerung. Die Kerne der Zellen treten deutlich hervor und haben runde bis ovale Gestalt. Das Protoplasma ist feinkörnig, und zwar ordnen sich die Körnchen, wie man bei sehr starker Vergrößerung sieht, im distalen

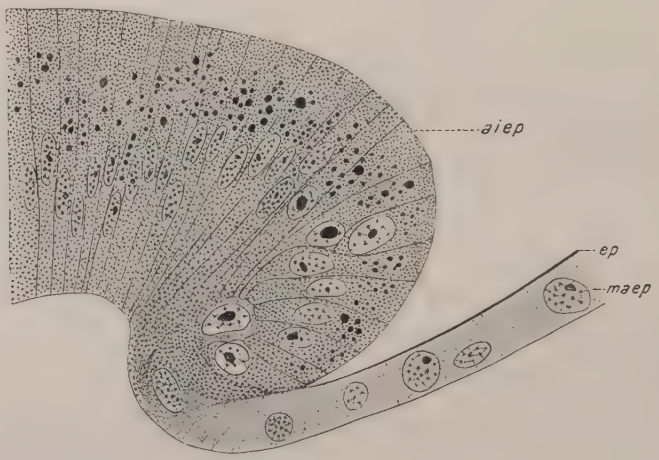

Fig. 14.

Querschnitt durch den Teil des Mantelrandes, wo Außenfalte (*aiep*) und Mittelfalte (*maep*) zusammenstoßen, mit jung angelegter Epicuticula am Außenepithel der Mittelfalte. Vergr. 930.

Teil der Zelle in Reihen an, die senkrecht zur Zelloberfläche stehen (Fig. 15). Ähnlich konstatierte Rawitz bei *Anodonta anatina* eine Andeutung einer Stäbchenstruktur, während Moynier de Villepoix bei *Anodonta ponderosa* keine Streifung beobachten konnte. Oft werden die Zellen auch nach ihrem distalen Teil zu schmäler, so daß die Schlußleisten auseinander weichen und Zwischenräume zwischen den Zellen erkennen lassen. Während die Zellen am Grunde der Falte und auch noch in ihrer Mitte flach sind und meist senkrecht zum Periostracum stehen, werden sie nach der Spitze der Falte zu höher und sind gegen das Periostracum geneigt. Schleimzellen kommen im Epithel der Außenfläche nicht vor.

Nach Untersuchungen, die List an Mytiliden anstellte, treten Muskelzüge durch das Epithel direkt an das Periostracum heran und sind nach ihm zusammen mit den niedrigen Epithelzellen der Außenseite der Mittelfalte die Bildner des Periostracums, indem dieses durch chemische Umwandlung ihrer peripheren Abschnitte entsteht. Ebenso findet F. Müller bei *Anodonta*: »Das die Schale überziehende Periostracum ist in einer Falte des Mantelrandes mit den Muskelbündeln desselben verwachsen, die mit ihrem anderen Ende die Mantellinie an der Schale bilden.« Im weiteren gibt er noch an, daß im vorderen und hinteren Teil des Mantelrandes zwischen Periostracum und Muskel deutlich Epithelzellen in ähnlicher Weise wie an der Mantellinie gelegen seien, während im ganzen mittleren Teil des Mantelrandes zwischen Periostracum und Muskel keine Epithelzellen zu erkennen und hier

Fig. 15.
Epithelzellen der Außenseite der Mittelfalte mit bereits stark verdickter Epicuticula. Vergr. 930.

das Periostracum den Muskelbündeln direkt aufgelagert sei. Demgegenüber lassen meine Querschnitte durch den ganzen Mantelrand deutlich erkennen, daß überall ein Epithel vorhanden ist. Ebenso konnte ich niemals beobachten, daß Muskelzüge am Periostracum inseriert hätten. Es treten wohl solche gerade hier am Grunde der Falte in besonderer Stärke an das Epithel heran, aber niemals hindurch, Es kann also auch hier bei *Anodonta cellensis* von einer Beteiligung an der Bildung des Periostracums durch Muskelzellen nicht die Rede sein. Was nun die Bildung des Periostracums anlangt, so entsteht es nicht durch einen einfachen Secretionsvorgang. Moynier de Villepoix läßt es durch Cuticularisierung der Epithelzellen, Tullberg durch Umwandlung des äußeren Teiles der Epithelzellen entstehen, während sich nach Rawitz die zarten Stränge direkt in die Epicuticula fortsetzen. Bilder wie Fig. 15 deuten darauf hin, daß das Periostracum

durch chemische Umwandlung des distalen Teiles der niedrigen Epithelzellen gebildet wird; die starke Reduktion mancher Zellen erklärt sich durch besonders starke Beteiligung an der Bildung von Periostracumsubstanz. In seinem Verlauf vom Grunde der Falte bis zum Schalenrand, d. h. bis es das Epithel verläßt, wird es breiter, und dieses Dickenwachstum verdankt es dem Innenepithel der Außenfalte, das ihm durch Secretion Lamellen auflagert, die man mitunter bei starker Vergrößerung sehen kann. Diese Art erklärt auch, warum man meist auf den Schnitten das Periostracum von der Außenfalte abgehoben findet. Auf gut erhaltenen Schnitten kann man jedoch beobachten, daß das Periostracum sowohl der Außenseite der Mittelfalte als auch der Innenseite der Außenfalte anliegt.

3. Die Außenfalte des Mantelrandes.

Das Innenepithel der Außenfalte hat wieder ein ganz andres Aussehen wie das angrenzende eben besprochene Außenepithel der Mittelfalte. Es ist ein typisches Cylinderepithel (Fig. 14 *a*, *iep*), das infolge seiner Eigenschaft, gewisse Farbstoffe wie Orange G in hohem Grade festzuhalten, den Eindruck eines Drüsenepithels macht. Es wird von hohen schmalen Zellen gebildet, die dicht gedrängt stehen. Das Protoplasma ist grobkörnig, namentlich im distalen Teil der Zellen trifft man stets eine Anzahl größerer Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben; oft tingiert es sich so stark, daß der langgestreckte, basal gelegene Kern fast verschwindet.

Fig. 16.
Hohes secernierendes Epithel der Außenfalte mit Secretbelag. Vergr. 930.

Im Grunde der Innenseite drängen sich die Zellen so eng zusammen, daß ein Wulst entsteht, der eine Mehrschichtigkeit des Epithels vortäuschen kann und nach SCHNEIDER den Eindruck eines Wachstumsherdes macht. Trotz sorgfältigen Suchens wurden keine Mitosen beobachtet, doch machen verschiedene Befunde die Annahme sehr wahr-

scheinlich, daß von hier aus das Wachstum des Mantelrandes vor sich geht. So sind Zellgrenzen meist gar nicht oder nur schwer zu erkennen, und die Kerne enthalten neben einem großen Nucleolus nur sehr wenig feinkörniges Chromatin und sind oft von einem Hof helleren Protoplasmas umgeben, wie er bei Teilungsvorgängen aufzutreten pflegt.

Nach der Spitze der Außenfalte zu wird das Innenepithel niedriger und bildet ein einfaches kubisches Epithel mit runden Kernen, das auch noch einen Teil der Außenseite auskleidet, um dann wieder allmählich in ein Cylinderepithel überzugehen, das sich aus hohen secernierenden Zellen zusammensetzt (Fig. 16). Ihr Protoplasma ist feinkörnig und enthält vor dem Kern zahlreiche sich mit Orange G und Hämatoxylin (Heidenhain) intensiv färbende Körner. Der distale Teil kann, wenn die Zellen gerade mit der Bildung von Secret beschäftigt sind, wabige Struktur zeigen; auch sind dann oft Schlußleisten sichtbar (*sl*). Wie in der Figur angedeutet wurde, können die Zellen von einem Secretbelag (*se*) bedeckt sein, der zur Bildung der Prismenschicht (Fig. 1 *pr*) dient. Auf Schnitten durch junge Muscheln mit Schale konnte Rassbach diese hohen Zellen im Zusammenhang mit der Prismenregion des Schalenrandes beobachten.

4. Die Mantelinnenfläche.

Das Innenepithel der Innenfalte (Fig. 7) wird nach dem Rücken zu allmählich niedriger und geht über in das niedrige Epithel der Mantelinnenfläche (Fig. 18 *iep*). Es setzt sich zusammen aus kubischen Flimmerzellen, die im distalen Teile Pigment führen können, das besonders in der Gegend der Zacke und des Analsipho auftritt, wo es sich äußerlich durch fast schwarze Färbung kundgibt. Das Protoplasma ist dicht und feinkörnig und umschließt den basal gelegenen runden Kern. Zwischen den Flimmerzellen liegen zahlreiche Schleimzellen.

5. Die Mantelaußenfläche.

a. Mantellinie und Schließmuskelansatz.

Das hohe Cylinderepithel der Außenfläche der Außenfalte wird nach dem Rücken zu niedriger und geht schließlich hinter der Mantellinie (Fig. 1 *ml*) in das eigentliche Mantelaußenepithel über. Schnitte durch die Mantellinie zeigen, daß das Mantelaußenepithel an dieser Stelle insofern modifiziert ist, als es wegen seiner Aufgabe, den Muskeln Anheftung an der Schale zu ermöglichen, ein andres Aussehen hat wie die angrenzenden Epithelien der Mantelaußenfläche. Dadurch, daß die Muskeln durch die Epithelzellen hindurchgehen und so an

der Schale inserieren, entsteht ein besonders differenziertes Haftepithel, das an seiner Oberfläche eine vierte Schalenschicht, die sogenannte »Helle Schicht«, ausscheidet, deren organische Grundsubstanz bei geeigneter Konservierung und Entkalkung meist am Epithel haften bleibt (Fig. 17 *h*). Ein ähnliches Haftepithel läßt sich auch an den andern Ansatzstellen von Muskeln an die Schale beobachten. Die Epithelzellen der Mantellinie (vgl. RASSBACH, Fig. 38) sind etwas niedriger wie die anschließenden der Mantelaußenfläche (Fig. 18 *aep*), auch zeigen sie ein dichteres Protoplasma, das wie bei allen Haftepithelzellen eine Andeutung fädiger Struktur zeigt (Fig. 17 *mhep*). Der runde Kern liegt meist in der Mitte der Zelle. Während die Zellen in der Mitte der Mantellinie senkrecht zu der Schalenfläche stehen, sind sie an den

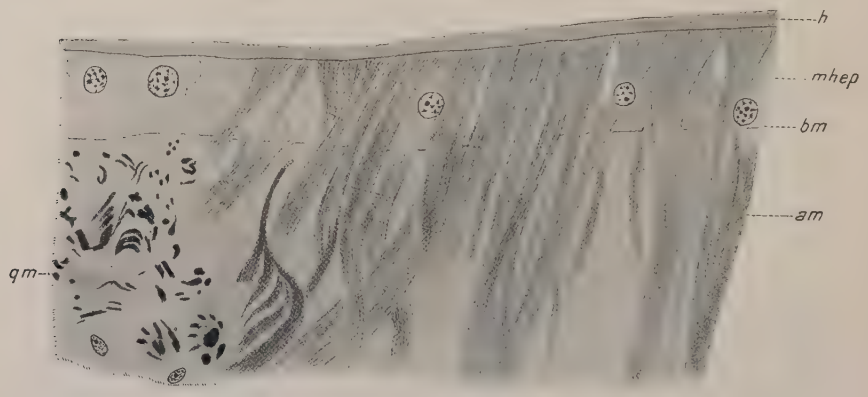

Fig. 17.
Querschnitt durch den Schließmuskelansatz einer älteren *Anodonta* mit entkalkter heller Schicht. Vergr. 930.

beiden Enden mehr oder weniger dagegen geneigt. F. MÜLLER gibt an, daß an der Mantellinie »von den sich an die Schale ansetzenden Muskelfasern Zellen vollständig umschlossen werden, so daß wirkliche Zellräume gebildet werden, die epithelartig angeordnet sind und oft leer erscheinen. An dem nach dem Rücken des Tieres zugekehrten Teil der Mantellinie finden sich solche Zellräume zwischen den Muskelfasern nicht«. Die Angabe, daß die Zellen »oft leer erscheinen« dürfte wohl auf einer Verwechslung mit Intercellularräumen beruhen oder auch mit Kunstprodukten, die bei der Konservierung und Entkalkung entstanden sind. Jedenfalls konnte kein konstantes Auftreten festgestellt werden, wie man nach MÜLLER glauben könnte. In sein Bild vom Schließmuskelansatz hat er kein Epithel hineingezeichnet; Schnitte

durch diese Muskelansätze (Fig. 17) zeigen aber ein ähnliches Haftepithel, wie es für die Mantellinie beschrieben wurde. Das grobkörnige Protoplasma der Zellen zeigt eine deutlich längsfädige Struktur. Schneider warnt daher: »Die Faserenden müssen scharf von den eigentlichen Zellfäden, die weniger kräftig hervortreten, unterschieden werden.« Weiter gibt er an, daß die Muskelfaserenden »zwischen den Zellen« inserieren und befindet sich damit in gewisser Übereinstimmung mit Müller, wie aus der oben angeführten Stelle hervorgeht. Gute Schnitte lassen aber erkennen, daß die Muskelfasern nicht zwischen den Zellen des Epithels hindurchgehen und so an der Schale inserieren, sondern daß die Muskelbündel in die Zellen eindringen. Zu demselben Ergebnis kommt Rassbach, wenn er sagt, daß das Epithel »in innigstem Zusammenhang mit den Muskeln, welche in die Epithelzellen eindringen«, stehe. Einen von diesem, bei *Anodonta* herrschenden abweichenden Bau der Muskelansatzstellen beschreibt List bei Mytiliden. Er fand hier, daß die Enden der Muskelfasern mit den Epithelzellen zu einem einheitlichen Gewebselement verschmolzen, indem bei *Mytilus* diese kompakte Masse an der Schale inserierte, während sie sich bei *Modiola* in der Zelle wieder in die einzelnen Fasern auflöste, die ihrerseits sich nun an die Schale anhefteten. Der faserige Teil würde dabei die Mantelepithelzelle darstellen; er enthält stets den ovalen Kern. Wie oben gezeigt wurde, findet eine solche Verschmelzung von Muskel und Epithelzelle bei *Anodonta* nicht statt, sondern die Muskelfasern dringen in die Epithelzellen ein, die sich gegen das Bindegewebe durch eine deutliche Basalmembran (Fig. 17 *bm*) abgrenzen;

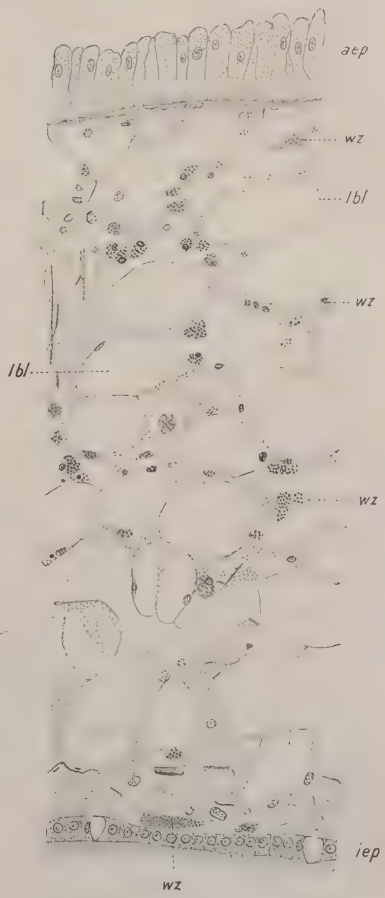

Fig. 18.
Querschnitt durch den Mantel hinter der Mantellinie. Vergr. 245.

sobald die Fasern in die Zellen eingetreten sind, divergieren sie gegen das distale Ende zu.

Hinter der Mantellinie setzt sich das Mantelaußenepithel eine Strecke weit aus Cylinderzellen zusammen, die eine unregelmäßige Oberfläche aufweisen und deren Protoplasma in verschiedenartig sich kreuzenden Strängen dieselben anfüllt (Fig. 18 *aep*). Die ovalen Kerne liegen meist im distalen Teil der Zellen. Nach Rawitz sind bei *Unio* in der Außenfläche des Mantels Becherzellen vorhanden bis zu der Stelle, »an der die Falte in den eigentlichen Rand übergeht; von da ab fehlen sie«. Als eigentlichen Mantelrand bezeichnet man das Stück Mantel zwischen Schalenrand und Mantellinie (Fig. 1). Bei *Anodonta* fehlen die Schleimzellen auch noch in dem direkt hinter der Mantellinie gelegenen höheren Mantelaußenepithel (Fig. 18 *aep*) und treten erst in dem niedrigen Mantelepithel auf, das auf dieses folgt und nun die ganze übrige Außenfläche des Mantels bedeckt.

b. Schalenbildung.

Die wichtige Rolle, welche das Mantelepithel bei der Schalenbildung spielt, macht es nötig, auf diese hier einzugehen, wenn auch in der Hauptsache auf die erst kürzlich veröffentlichte Untersuchung von Rassbach verwiesen werden kann. Nach der heute herrschenden Secretionstheorie werden alle Teile der Schale von Epithelien des Mantels gebildet. Moynier de Villepoix ist der Ansicht, daß den drei Schichten der Schale, dem Periostracum, der Prismen- und der Perlmutterschicht, auch drei verschiedene Epithelregionen am Mantelrande entsprechen. So entstehe das Periostracum durch die Zellen des »feuillet branchial« und erhalte seine Verstärkungsschichten durch das Epithel der Innenfläche des »feuillet conchylien«. Die Perlmutterschichten würden durch die Secretion der Zellen »de l'épithélium des flancs« gebildet, während man die Entstehung der Prismenschicht dem Epithel der Außenfläche des »feuillet conchylien« zuschreiben müsse. Beim normalen Wachstum werden sich die verschiedenen Schichten in der angegebenen Weise allerdings bilden, wenn man auch nicht genau die Grenzen angeben kann, bis wohin nur Prismen gebildet werden, und wo die Abscheidung von Perlmuttersubstanz beginnt, »ebensowenig wie wir in der Schale die drei entsprechenden Schichten streng voneinander getrennt vorfanden, sondern im Gegenteil alle möglichen Übergänge feststellen konnten« (Rassbach). Aus Regenerationsversuchen, die von Rubbel an *Margaritana* und von Rassbach an *Anodonta* ausgeführt wurden, geht hervor, daß das gesamte Außenepithel

des Mantels imstande ist, die verschiedenen Schalenschichten zu produzieren. Das geht auch schon aus dem Vorhandensein und Bau der »Ölflecken« Hesslings hervor; es sind gelbe Flecken auf der Innenseite der Schale. Wie beim normalen Wachstum der Schale immer zuerst das Periostracum gebildet wird und dann erst Prismen- und Perlmutterschicht, so findet man auch bei jungen Regeneraten nur erst eine Periostracumlamelle, an der vielleicht schon die Anfänge von Prismenbildung zu erkennen sind. An älteren Regeneraten tritt dann auch die Prismenschicht deutlich zutage, und an noch älteren beginnt bereits die Ablagerung von Perlmutterlamellen. Stets findet man also zuerst Periostracumsubstanz angelegt, »da sie einzig für die kalkigen Bestandteile der Schale einen sicheren Schutz gegen die zerstörenden Einflüsse kalkarmer Gewässer bietet« (Rassbach). Deshalb werden auch die Teile der Schale, die von Periostracum entblößt sind, vom Wasser angegriffen und ihres Kalkes an den offenen Stellen beraubt. Unter diesen äußerlich sichtbaren Stellen findet man nun auf der Innenseite der Schale die »Ölflecken«. Das darunterliegende Mantelaußenepithel hat zum Schutz eine Periostracumlamelle abgeschieden, die mit der gewöhnlichen Bildungsstätte von Periostracumsubstanz am Mantelrand nicht in Verbindung steht. An diese Lamelle lagert sich eine Prismenschicht an, die auch nicht von dem hohen Cylinderepithel des Mantelrandaußenepithels gebildet ist, sondern von demselben Mantelepithel, das zuerst die Periostracumlamelle abgeschieden hatte. Tritt dann noch eine Schicht Perlmutter hinzu, so hat man die »braunen Schichten« Tullbergs vor sich. Diese Tatsachen sprechen dafür, daß zwar normalerweise die Ansicht von Moynier de Villepoix zu Recht besteht und man den drei Schalenschichten entsprechend drei Regionen am Mantelrand für die Bildung dieser Schichten verantwortlich machen kann, daß aber jede Stelle des Mantelaußenepithels fähig ist, gegebenenfalls alle Schichten in der gewöhnlichen Aufeinanderfolge zu produzieren. Moynier de Villepoix unterscheidet dann noch bei *Mytilus* chitinogene und calcigene Zellen, die nicht nur in ihrem Aussehen, sondern auch in ihrem Verhalten gegen Farbstoffe verschieden sein sollen. Bei *Anodonta* ließen sich derartige Unterschiede nicht beobachten, ebensowenig wie Rassbach »eine Umwandlung des Inhalts der unter den Regeneraten liegenden Epithelzellen« feststellen konnte.

Wo Weichkörper und Schale zusammenhängen, findet, wie es Rawitz für die Bildung des Periostracums annimmt und oben ausgeführt wurde, nach Tullberg eine chemische Umwandlung der

distalen Zellabschnitte in Schalensubstanz statt. Durch diese Umwandlung wird besser als durch Secretion eine festere Verbindung von Tier und Schale garantiert. Dies würde zutreffen für die Muskelhaftstellen und das Periostracum. Für dessen Dickenwachstum und die Bildung der Perlmutterschichten muß man mit Stempell annehmen, daß »mehr oder weniger bestimmt geformte, aber noch ganz weiche Membranen, wie man sie oft an der Innenseite frischer Schalen findet, vom Epithel abgestoßen werden, daß aber außerdem noch flüssige Secretprodukte entstehen, die in den Zwischenräumen jener Membranen erstarren und zusammen mit ihnen die einheitliche Schale aufbauen«. Die Prismenschicht entsteht dagegen wohl durch rein mechanische Kristallisation, wie man aus ihrem sphäro-kristallinischen Aufbau schließen darf.

6. Die dorsale Mantelrinne.

Vor dem Analsipho (Fig. 2 *as*) sind, wie schon eingangs erwähnt, der rechte und linke Mantelrand auf eine Strecke verwachsen, wobei sie eine Vertiefung, die dorsale Mantelrinne (Fig. 2 u. 3 *dmr*) bilden. Aus Fig. 3 ersieht man, daß die beiderseitigen Innenfalten verschwunden und die Mittelfalten miteinander verwachsen sind. Das Epithel der Rinne wird von Cylinderzellen gebildet, die Pigment enthalten und mit Flimmern versehen sind. In der Zeichnung sind diese wegen der geringen Vergrößerung weggelassen. Zwischen den Cylinderzellen kommen noch vereinzelt Sinneszellen und Schleimzellen vor, letztere sowohl epithelial wie subepithelial. Das Außenepithel der Mittelfalte (*mf*) bildet auch hier die Epicuticula (*ep*), die durch die Außenfalte (*af*) verstärkt wird, welche denselben Bau wie am freien Mantelrand zeigt.

7. Der dorsale Mantelschlitz.

Auf einem Querschnitt durch den dorsalen Mantelschlitz (Fig. 4) erkennt man wieder auf beiden Seiten die drei Falten des freien Mantelrandes (Fig. 1), die aber hier nicht so deutlich gegeneinander abgesetzt sind. Die Innenfalten stoßen ventralwärts zusammen unter Bildung eines tiefen Schlitzes (*dms*). Das auskleidende Epithel trägt Flimmern und ist im dorsalen Teil mit Pigment versehen. Die Innenfalte und die Innenseite der Mittelfalte weisen Sinneszellen in größerer Zahl auf, die im ventralen Teil nach und nach verschwinden. Ebenso finden sich im dorsalen Teil zahlreiche Schleimzellen, die in dem niedrigen Epithel, das den ventralen Teil auskleidet, nur aus epithelialen Schleimzellen bestehen, während im dorsalen Teil vorwiegend subepitheliale

vorkommen. Das niedrige Epithel des ventralen Teiles wird von kubischen Zellen gebildet, die an manchen Stellen derart flach sind, daß der runde Kern die ganze Höhe der Zelle einnimmt; das Protoplasma ist feinkörnig. Dieses Epithel setzt sich fort in den Kanal (Fig. 3 *ca*), der vom Grund des dorsalen Mantelschlitzes über dem Enddarm (*dep*) herläuft und zur Cloake führt. Der rudimentäre Charakter des Kanales zeigt sich daran, daß nicht alle Zellen seines Epithels mit Flimmern ausgerüstet sind.

8. Die Mantelnaht.

Das Epithel der Mantelnaht hat, wie aus den Fig. 5 und 6 zu ersehen ist, nicht überall dasselbe Aussehen. Fig. 5 ist ein Querschnitt durch die Mantelnaht unter dem Ligament; er zeigt, daß das Epithel von hohen Cylinderzellen gebildet wird (Fig. 5, Fig. 19 *lep*), die dem

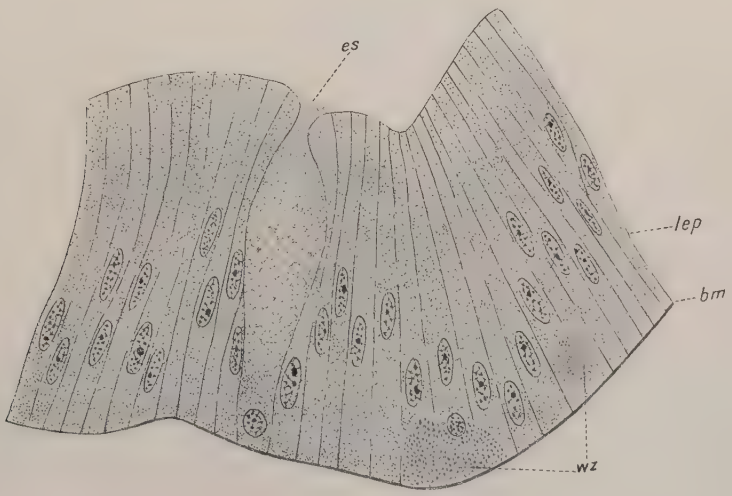

Fig. 19.
Hohes Epithel unter dem Ligament mit Schleimzelle (*es*) und Wanderzellen (*wz*)
Vergr. 930.

hohen Epithel der Außenfalten des Mantelrandes entsprechen. Ein Unterschied besteht jedoch darin, daß im Ligamentepithel (*lep*) im Gegensatz zu dem der Außenfalte epitheliale Schleimzellen vorkommen. Das Protoplasma der Cylinderzellen ist grobkörnig und nimmt Plasmafarbstoffe stark auf. Distal macht sich dem secretorischen Charakter der Zellen gemäß oft eine Andeutung wabiger Struktur bemerkbar. Nach F. Müller wird das Epithel der Mantelnaht von Muskelfasern

durchsetzt, durch die es fest mit der Innenseite des Ligamentes verwachsen ist, so daß es nach der Entfernung der Weichteile meist am Ligament haften bleibt. »Die Epithelzellen der Mantelnaht sind der zahlreichen, zwischen ihnen hindurchgehenden Fasern wegen oft schwer zu erkennen.« Von Muskelfasern im Epithel habe ich, ebenso wie Rassbach, bei *Anodonta cellensis* nichts auffinden können. Ebenso ließ sich die Mantelnaht stets leicht vom Ligament loslösen, ohne daß das Epithel irgendwie dabei geschädigt worden wäre, und die einzelnen Epithelzellen waren trotz ihrer Höhe und geringen Breite deutlich zu erkennen.

Auf dieses Cylinderepithel folgt ventral auf beiden Seiten ein ganz anders geartetes Epithel, das den Nymphenleisten oder Schloßbandwällen anliegt (Fig. 5 *nyep*, Fig. 20). Nach F. Müller verschwin-

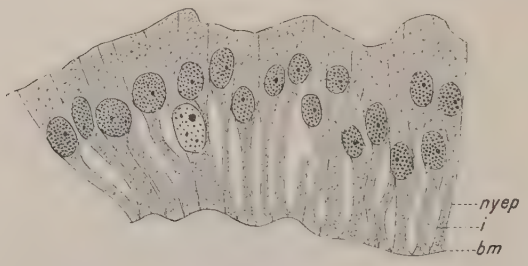

Fig. 20.
Epithel unter den Nymphenleisten. Vergr. 930.

den dort, wo das Ligament in die Zahnleiste übergeht, die Epithelzellen an den betreffenden Mantelstellen vollständig und werden durch lange, wellig verlaufende Muskelfasern mit länglichen Kernen ersetzt, die mit gelockerten Fasern des Ligamentrandes zusammenhängen. Diese Fasern haben dabei nicht die gleiche Länge, sondern sie geben in ihrer Gesamtheit das Bild eines ungleichseitigen Dreiecks. Sie sind am längsten am Beginn der Zahnleiste und werden nach der Mantelnaht hin allmählich kürzer; die kleinsten zeigen keine Kerne mehr. Die Fasern sind nur die Enden von Muskelfasern, deren übriger Teil im subepithelialen Muskelgewebe liegt. — Auch nach Moynier de Villepoix fehlen hier Epithelzellen. Sie sind durch Elemente »d'aspect fibrillaire« mit einem »noyau fusiforme« ersetzt. Ihre Muskelnatur gilt ihm zwar als erwiesen, dennoch geht er nicht so weit wie F. Müller, daraus wirkliche Muskelfasern zu machen, sondern er glaubt darin myo-epitheliale Zellen sehen zu müssen. — Wie Fig. 5 zeigt, ist unter den Nymphenleisten in Wirklichkeit ein Epithel vorhanden, nur setzt

es sich aus schmalen Zellen zusammen, die Intercellularräume (Fig. 20 *i*) zwischen sich erkennen lassen. Das körnige Protoplasma enthält vereinzelt gröbere Körner. Der runde Kern liegt nahezu in der Mitte der Zelle und fällt sofort durch sein Aussehen vor den Kernen des oben beschriebenen Ligamentepithels auf, da er kleiner und chromatinreicher ist. Das Epithel der Nymphenleisten vermittelt zwar den Übergang von dem hohen Ligamentepithel (Fig. 5 *lep*) zu dem Mantelaußenepithel (*aep*), doch ist der Unterschied in der Höhe der Endglieder des Epithels (*nyep*) nicht derartig, daß man von einer Dreiecksgestalt, wie F. Müller es tut, sprechen könnte. Auch ist in jeder Zelle ein Kern zu beobachten, dagegen niemals ein Eindringen von Muskeln ins Epithel. — Nach Rassbach ist diese eigentümliche Form des Epithels nicht auf den Teil der Mantelnaht unter den Nymphenleisten beschränkt; er beobachtete es an jungen Tieren, die mit Schale geschnitten waren, am gesamten Ligamentepithel (vgl. seine Fig. 46). Nach ihm ist der besondere Habitus nicht natürlich, sondern ein Kunstprodukt: »Infolge der Konservierung kontrahiert sich das Tier innerhalb der Schalenklappen sehr stark nach den Stellen zu, an denen es durch die beiden Schließmuskeln fest mit den Schalen verbunden ist. Da nun das Mantelnahtepithel infolge des Zusammenhanges mit dem inneren Ligamentband der Kontraktion nicht folgen kann, werden die Epithelzellen besonders in ihrem mittleren Teil lang gestreckt, wodurch zwischen ihnen die Intercellularräume entstehen dürften«. Die Fig. 5 und 20 wurden nach Präparaten angefertigt, die von Tieren stammten, die vor der Loslösung des Weichkörpers narkotisiert worden waren. Auf diese Weise wurde jegliche Kontraktion der Muskeln ausgeschaltet. Wurde dann die Schale geöffnet, so hing die Mantelnaht nur an den Nymphenleisten der Schale an, und in den Präparaten zeigt sich auch nur hier das besonders gestaltete Epithel, das sich, wie erwähnt, auch schon durch seine Kerne von den Nachbarepithelien unterscheidet. Der Unterschied in der Form und der Struktur der Kerne läßt sich kaum auf Muskelkontraktion zurückführen. Vielleicht ist das Epithel der Nymphenleisten als eine Art Haftepithel anzusprechen, das den Weichkörper an dieser Stelle an der Schale befestigt, um einen ruhigen Verlauf der Bildung des Ligamentes zu garantieren.

Hierfür würde auch sprechen, daß man das lockere Epithel eben nur an den Nymphenleisten findet. Fig. 6 ist ein Querschnitt durch die Mantelnaht vor dem Ligament und zeigt, wie das hohe Nahtepithel (*nep*) direkt in das äußere Mantelepithel (*aep*) übergeht. Hier setzt

sich das Mantelnahtepithel aus etwas niedrigeren Cylinderzellen zusammen als das Ligamentepithel und enthält außer epithelialen auch noch subepitheliale Schleimzellen (Fig. 6 *es*, *ss*).

II. Der Fuß.

A. Allgemeine Morphologie und Histologie.

Ventral setzt sich der Rumpf in den als Bewegungsorgan dienenden Fuß fort. Er ist wie bei den meisten Muscheln seitlich zusammengedrückt und hat beilförmige Gestalt, weshalb die Lamellibranchiaten auch als Pelecypoda bezeichnet werden. Dorsalwärts geht der Fuß in den Eingeweidesack über, welchem ventral die Muskelhaube aufsitzt. Letztere ist bei eingezogenem Fuß vor allen Dingen an der Kontraktion beteiligt und hebt sich infolgedessen als dickere Masse von dunklerer Färbung von dem Eingeweidesack ab. Ist der Fuß geschwellt, so zeigt er eine gleichmäßige hellgelbe Färbung, die nicht von besonderem Pigment herrührt. Der Eingeweidesack enthält den Darm und die Geschlechtsorgane. Der Fuß ist durch verschiedene Muskelsysteme, die an der Schale inserieren, in der Mantelhöhle aufgehängt, und man kann in der Hauptsache deren vier unterscheiden, die sämtlich paarig sind. Der »Retractor pedis posterior« inseriert hinter dem dorsalen Mantelschlitz dicht vor dem »Adductor posterior« neben der dorsalen Mantelrinne. In der Mitte zwischen der Ansatzstelle an der Schale und dem Eintritt in den Fuß verwächst der »Retractor posterior« der rechten Seite mit dem der linken auf eine kurze Strecke. Beide trennen sich dann wieder und lösen sich im hinteren dorsalen Teil des Fußes in Faserbündel auf, die in gewissem Abstand unter dem Epithel verlaufend eine Muskelplatte bilden. — Der »Retractor pedis anterior« beginnt hinter dem »Adductor anterior«; bevor er in den Fuß eintritt, verwachsen seine beiden Teile ebenfalls, trennen sich aber nicht wieder, sondern schicken ihre Fasern gemeinsam in dichter Lage unter das Epithel des vorderen Teiles des Fußes. — Der »Protractor pedis« inseriert ventral hinter dem »Adductor anterior« und versorgt die vorderen Seitenflächen des Fußes. — Der »Levator pedis« setzt sich vor dem Umbo jederseits nahe der Mantelnaht an der Schale an; er ist der schwächste der Fußmuskeln und bedient den vorderen dorsalen Teil des Fußes. — Während diese Hauptmuskeln unter dem Epithel in dichter Lage herziehen, finden sich noch, besonders in der Muskelhaube, Längs- und Quermuskeln.

Damit die Muschel den Fuß als Bewegungsorgan benutzen kann,

muß er, wie Fleischmann es nennt, Biegungsfestigkeit besitzen. Diese wird dadurch gewonnen, daß sich Blut aus andern Teilen des Körpers, speziell dem Mantel, in großer Menge in dem Schwellgewebe des Fußes ansammelt »und auf diese Weise die Turgescens dieses muskulösen Gebildes bedingt und erhält«. Dabei halten sich Elastizität der Muskulatur und die Spannung der Blutflüssigkeit das Gleichgewicht. Ist der Druck der Flüssigkeit größer, so tritt Schwellung des Fußes ein, und hat umgekehrt die Muskulatur die Oberhand, wie beim gewöhnlichen Schließen der Schalen, so fließt das Blut wieder in den Körper ab. Versorgt wird der Fuß durch die »Arteria pedalis«. In der Muskelhaube findet sich das Schwellgewebe mit wahren Lacunen im Sinne Kollmanns, in denen der Übergang des Blutes aus den Arterien in die Venen vor sich geht. — Das Bindegewebe des Fußes ist ähnlich wie im Mantel gerüstförmig angeordnet; Langersche Blasen kommen jedoch nur im Eingeweidesack vor. — An nervösen Elementen finden sich das Pedalganglion und die Cerebropedalcommissur, welche die im Eingeweidesack gelegene Otocyste, das Balanceorgan der Muschel, innerviert. Diese wird auf jeder Seite des Fußes als Ectodermeinstülpung angelegt, schnürt sich aber schon auf früher Entwicklungsstufe ab.

B. Das Epithel des Fußes.

1. Flimmer- und Sinneszellen; Intercellularräume.

Der ganze Fuß wird von einem einschichtigen Flimmerepithel bedeckt, das sich aus kubischen Zellen zusammensetzt. Die Wimpern erhalten sich bei der Konservierung im Gegensatz zu denen des Mantels gut und sind zahlreicher und kräftiger als jene. Der rundliche Kern zeigt neben feinkörnigem Chromatin einen deutlichen Nucleolus und liegt meist in der Mitte der Zelle. Das Protoplasma ist feinkörnig und füllt die Zelle gleichmäßig aus, da Pigment, wie es sich in verschiedenen Epithelien des Mantels vorfindet, hier vollkommen fehlt. — Wie im Epithel des Mantelrandes und der Innenfläche des Mantels trifft man auch im Fußepithel zwischen den Deckzellen Sinneszellen. Sie finden sich hier in geringerer Anzahl als im Mantelepithel, und dieser Befund deckt sich mit einer Angabe Flemmings: »Schon spärlicher trifft man sie . . . in der Umgebung der Cloake, am vorderen Teil des Mantelrandes, auf den Mundlappen, noch minder häufig am Fuß«. An der eigentlichen Sohle des Fußes scheinen sie zu fehlen, während sie an den Seitenflächen und an dem Vorder- und Hinterrand des Fußes in wechselnder Zahl vorgefunden wurden. Im übrigen zeigen sie denselben Bau wie die bereits oben aus dem Mantel beschriebenen Pinselzellen.

Nach Schneider sollen »Intercellularräume fast immer stark entwickelt« sein. Wie gleich ausgeführt werden soll, dürfte dies hier nicht zutreffen, da nichts derartiges beobachtet wurde. Georgévitch fand bei *Anodonta anatina* in Umwandlung begriffene Epithelzellen, von denen die einen »se déplacent, émigrent à vrai dire, vers l'intérieur du pied, tandis que d'autres le font en sens contraire, c'est-à-dire vers l'extérieur«. Die ersteren wandeln sich nach ihm in Drüsen um, während die andern durch ihre Auswanderung die Bildung von Intercellularräumen hervorrufen. Bei *Anodonta cellensis* wurde weder die eine noch die andre Art der Umwandlung beobachtet. Auf die Entstehung von Drüsen werde ich weiter unten noch zu sprechen kommen. Was die Bildung von Intercellularräumen anlangt, so geht man wohl kaum fehl, wenn man annimmt, daß es sich entweder um Epithelzellen handelt, die infolge schlechter Konservierung aus dem festen Verbande der andern herausgerissen wurden, oder daß eine Verwechslung mit Wanderzellen vorliegt. Gegen das Bindegewebe ist das Epithel auch hier durch eine Basalmembran abgegrenzt, die nach Schiemenz den Muskeln als Insertionspunkt dient und bei den Gestaltsveränderungen der Zellen, hervorgerufen durch Schwellung oder Kontraktion des Fußes, deren Zusammenhalt aufrecht hält. Daher ist sie im basalen Teil des Fußes, der Muskelhaube, besonders gut entwickelt, während sie dorsal im Eingeweidesack, kaum hervortritt. Wird eine Muschel vor der Konservierung nicht betäubt, so kontrahiert sich infolge der Einwirkung der Reagenzien der Fuß sehr stark. Dadurch erfahren die Epithelzellen einen starken Seitendruck; sie werden schmäler und höher, und die Basalmembran muß sich falten. Auf diese Weise werden zwischen den Zellen Spalten oder Intercellulargänge vorgetäuscht. Bei genauer Beobachtung stellt es sich jedoch heraus, daß man es hier nicht mit echten Intercellulargängen zu tun hat, da sie nicht nach außen münden, sondern nur höchstens bis zu zwei Drittel der Zellhöhe reichen. Diese angeblichen Intercellularräume spielten seinerzeit mit eine große Rolle in dem Streit über eine Wasseraufnahme der Mollusken. Im folgenden soll daher kurz auf diese eingegangen werden; im übrigen sei auf die zusammenfassenden Arbeiten von Carrière und Fleischmann verwiesen.

2. Wasseraufnahme.

Wird eine Muschel, die ruhig mit ausgestrecktem Fuß im Schlamm herumkriecht, plötzlich aus dem Wasser herausgenommen, so versucht sie schnell ihre Schalen zu schließen. Da sich aber der Fuß nicht in

demselben Grade kontrahieren kann, so wird ein Teil von ihm zwischen den Schalenrändern eingeklemmt. Nun kann man häufig bemerken, daß dabei Wasserstrahlen von verschiedener Stärke und Anzahl an den verschiedensten Stellen der Fußkante hervorspritzen. Man erklärte sich dies so, daß die Muschel zur Volumvergrößerung ihres Fußes zwecks Fortbewegung Wasser in sich aufnehme und dieses bei der Kontraktion wieder abgebe. Über die Art und Weise dieses Vorganges und über den Weg, auf dem das Wasser aufgenommen und dann wieder abgegeben werden sollte, wurden im Laufe der Zeit die verschiedensten Ansichten geäußert.

Zuerst nahm man ein gesondertes Wassergefäßsystem an, das durch das Bojanussche Organ oder auch durch eine Öffnung in der Mitte des Fußes mit dem umgebenden Wasser in Verbindung stände. Als sich dies aber bald als eine Verwechslung mit dem Venensystem herausstellte, mußte man nach einer andern Erklärung suchen und nahm jetzt eine direkte Wasseraufnahme ins Blut an; und zwar kann man zwei Gruppen von Forschern unterscheiden, von denen die eine für eine Wasseraufnahme durch die Niere, die andre für eine solche durch Öffnungen in der Fußkante eintrat. Während Leuckart und einige andre das Einströmen von Wasser nicht direkt beobachteten, fand Leydig bei Embryonen von *Cyclas* zwischen den Wimperzellen des Fußes helle Kanäle (Pori aquiferi), die in das Lückennetz zwischen der Fußmuskulatur führten. Nach der Ansicht von Jhering hat Leydig diese Kanäle mit Becherzellen oder Ausführungsgängen von in das Bindegewebe versenkten Drüsenzellen verwechselt; indessen bestätigt Hanitsch die Leydigschen Beobachtungen, und zwar befinden sich nach ihm diese Spalten in der Spitze des Fußes oft so zahlreich, »daß Zelle mit Spalte abwechselt . . . Nach dem oberen Teile des Fußes hin nehmen die Spalten an Zahl ab und verschwinden in dem mit einer Cuticula versehenen Epithel fast vollständig«. Wie schon oben auseinandergesetzt wurde, erklärt sich dies eben durch die Faltung der Basalmembran, die in der Muskelhaube naturgemäß bedeutend stärker ist als im Eingeweidesack; daher kommt dann auch der Unterschied, den Hanitsch zwischen Spitze und oberem Teil des Fußes feststellt.

Während Leydig noch von vielen kleinen Porenkanälen sprach, beschreiben spätere Autoren nur einzelne mehr oder weniger große Öffnungen, durch die sie das Blutgefäßsystem injizieren zu können glaubten. So verlegte Agassiz auf Grund seiner Injektionen die Öffnung nach außen in die Mitte des Fußes und glaubte experimentell eine Wasser-

aufnahme beweisen zu können aus dem Umstande, daß die Wasserhöhe eines graduierten Gefäßes dieselbe blieb, wenn eine vorher geschlossene *Natica* ihren Fuß darin aus der Schale herausstreckte. Anderseits läßt sich das jedoch dadurch erklären, daß die Schwellung des Fußes durch Blutzufuhr aus andern Körperteilen geschieht, so daß das durch die Muschel verdrängte Volumen dasselbe bleibt. Kollmann, Griesbach und andre lassen Wasser durch Öffnungen des Fußes aus- und eintreten, über deren Zahl und Größe sie die verschiedensten Angaben machen. Während bei *Anodonta* Kollmann sechs bis acht solcher Öffnungen beschreibt, findet Griesbach nur deren drei, welche einen, zwei und drei Millimeter groß sind. Auch soll das Wasser nie aus allen Öffnungen zugleich herausspritzen, sondern bald aus der einen bald aus der andern; nach Hanitsch treten jedoch die Wasserstrahlen besonders am Hinterrande des Fußes auf. Allen diesen scheinbar positiven Angaben für eine Wasseraufnahme traten eine ganze Reihe Forscher wie Carrière, Barrois, Cattie, Fleischmann, Schiemenz und andre entgegen, die auf Grund von Schnittserien und aus theoretisch-physikalischen Gründen eine direkte Aufnahme von Wasser ins Blut für unmöglich erklärten.

Gegen den Einwand, daß die Öffnungen mit Ausführungsgängen von Byssus- und Schleimdrüsen verwechselt worden seien, bemerkt Kollmann, daß Drüsenausführgänge und Pori aquiferi existierten und gemeinsam an der Oberfläche mündeten. Ähnlich beschreibt Hanitsch bei *Cyclas* Komplexdrüsen, deren Ausführungsgänge zugleich als Verbindungskanäle des Lacunensystems mit dem umgebenden Wasser wirken sollen, und glaubt dieselben Verhältnisse für *Anodonta* annehmen zu können, obwohl er eine »Verbindung der Drüsenausführgänge mit den Spalten im Epithel nicht genauer verfolgen« konnte. Wie weiter unten näher ausgeführt werden soll, kommen bei *Anodonta* solche Komplexdrüsen nicht vor. Die Spalten im Epithel sind eben die Ausmündungsstellen der subepithelialen Schleimzellen, die man bei schiefgeführtem Schnitt nicht vollständig trifft, die aber ebenso wie die Byssusdrüsen der Byssusmuscheln (vgl. Seydel) nach innen allseitig geschlossen sind. — Bei Nachprüfung der Griesbachschen Selbstinjektionen fand Fleischmann im Gegensatz zu dessen Resultaten Mantel und Kiemen stärker gefärbt als den Fuß, und Georgévitch fand überhaupt keine Farbe im Innern des Fußes. Aber selbst wenn Pori vorhanden wären, so könnten sie nicht zur Wasseraufnahme dienen, da sie sowohl beim ausgestreckten wie eingezogenem Fuß durch die Muskeln geschlossen sein würden. Griesbach selbst gibt an, daß durch

Zurückziehen des Fußes die Öffnungen vollständig unkenntlich gemacht würden und nicht mehr aufzufinden seien, während er andernorts eine permanente Wasseraufnahme annimmt. Andre machten darauf aufmerksam, daß wegen der Kleinheit der Öffnungen und ohne geeignete Saug- und Verschlußvorrichtungen eine größere Aufnahme von Wasser, wie sie zur Schwellung des Fußes nötig wäre, in so kurzer Zeit nicht möglich sei, und sind der Ansicht, daß eben die Schwellung des Fußes durch im Körper vorhandenes Blut bedingt werde.

Nach Fleischmann verlaufen Lacunen gegen die Schneide des Fußes hin, oft direkt unter der Basalmembran her; durch die beim Härten entstehenden Diffusionsströme kann an diesen Stellen der Verband der Epithelzellen gelockert werden, so daß die Lacune mit der Umgebung in Verbindung zu stehen scheint. Außerdem kann die Lockerung auch schon im Leben eintreten dadurch, daß das Blut in dem zwischen die beiden Schalenränder eingeklemmten Fuß dem Druck der sich kontrahierenden Muskeln entgegenwirkt und an diesen dünnen Stellen Zerreißungen hervorruft, wodurch dann die im Innern eingepreßte Flüssigkeit in einem oder mehreren Strahlen hervorspritzt. Daß die ausgespritzte Flüssigkeit Blut sei, wurde daraus geschlossen, daß man darin Blutkörperchen fand. Es ist jedoch kaum anzunehmen, daß jeder ausgepreßte Strahl Blutflüssigkeit ist, da sonst das Tier bald an Blutmangel zugrunde gehen müßte. Außerdem ist die Anzahl der in der aufgefangenen Flüssigkeit enthaltenen festen Bestandteile verschwindend klein, so daß man schon daraus schließen muß, daß die Flüssigkeit zum größten Teil etwas andres ist als Blut und zwar Wasser. Dieses kommt aber nicht aus dem Innern des Körpers, sondern aus der Mantelhöhle. Um zu beweisen, daß am Auftreten der Strahlen nur das Zusammenpressen der Schalen schuld ist, sperrte man zwischen die Schalen einer *Anodonta*, die ihren Fuß ausgestreckt hatte, einen Holzkeil. Beim Einziehen des Fußes entstanden dann keine Strahlen; aber nicht etwa wie man meinte, weil jetzt der Fuß nicht durch die Schalen abgeklemmt wurde und infolge des durch die Muskelkontraktionen in seinem Innern auftretenden Überdruckes Zerreißungen stattfänden, sondern der Grund ist ein andrer. Wird der Fuß eingezogen, so kräuselt sich seine Oberfläche, und es entstehen an der Sohle Rinnen, die sich an der Seitenfläche in die Höhe ziehen und schließlich verstreichen. Wird nun die Schale an den Fuß angepreßt, und zieht sich der Körper weiter in die Mantelhöhle zurück, wobei namentlich auch das aus dem Fuß in das Schwellgewebe des Mantels zurückfließende Blut wirkt, so wird das in der Mantelhöhle befindliche Wasser durch die an der Außen-

fläche des Fußes auftretenden Rinnen nach außen gepreßt und ruft so die Wasserstrahlen hervor.

3. Schleimzellen.

Im folgenden sollen die Schleimzellen des Fußes behandelt und im Zusammenhang damit auf den Vorgang ihrer secernierenden Tätigkeit näher eingegangen werden. Wie im Mantel kann man auch hier im Epithel des Fußes zwischen epithelialen und subepithelialen Schleimzellen unterscheiden, wenn auch Übergänge zwischen beiden vorkommenden Typen ihre nahe Verwandtschaft erkennen lassen. Die epithelialen Schleimzellen werden, wie bereits oben kurz erwähnt, in der Literatur gewöhnlich als »Becherzellen« bezeichnet. Dieser Name stammt von F. E. Schulze, der mit ihm die von Leydig als »Schleimzellen« bezeichneten Zellen im Epithel der Wirbeltiere wegen der Unkenntnis der chemischen Natur ihres Inhaltes nach ihrer Becherform benannte. Da diese sich aber bei *Anodonta* nicht findet, auch der Vorgang der Secretbildung, wie gezeigt werden wird, ein andrer wie bei den Wirbeltieren ist, so dürfte es gerechtfertigt erscheinen, wenn in diesen Ausführungen die Bezeichnung »Becherzellen« zugunsten der älteren aufgegeben wird. Auch der Name »Drüsenzellen« oder »Drüsen«, den man für die einzelligen, ins Bindegewebe eingesenkten Schleimzellen des Fußes und Mantels angewendet findet, wird besser geändert, da mit dieser Bezeichnung leicht die Vorstellung einer Mehrzelligkeit verknüpft wird, während man es hier bei *Anodonta* mit einzelligen Gebilden zu tun hat. Um zugleich ihre Verwandtschaft mit den epithelialen Schleimzellen auszudrücken, seien sie als subepitheliale Schleimzellen bezeichnet.

a. Epitheliale Schleimzellen.

Man trifft sie besonders in der Seitenfläche und der hinteren Kante des Fußes, während sie in der Muskelhaube und der vorderen Kante gegenüber den daselbst auftretenden subepithelialen Schleimzellen stark zurücktreten. Die epithelialen Schleimzellen sind im Fuße oft größer als im Mantel und daher zum Teil in das darunterliegende Bindegewebe eingebettet (Fig. 22 u. 25). Sie zeigen verschiedene Gestalt je nach dem Secretionsstadium, in dem sie sich gerade befinden, und dem Seitendruck, den sie bei ihrer Vergrößerung infolge der Secretbildung durch ihre Nachbarzellen erleiden. Sie sind daher entweder nahezu dreieckig (Fig. 26) oder länglich-oval (Fig. 23, 24) oder fast kreisrund (Fig. 22). Mitunter trifft man auch Bilder, wie sie Fig. 25 (*es*)

zeigt; zwei große Schleimzellen liegen beisammen, von denen eine etwas tiefer halb in das Bindegewebe verlagert ist. Der Kern der Schleimzellen ist kleiner als der der Deckzellen und von runder bis ovaler Gestalt. Verschiedentlich trifft man in der Literatur Angaben über eine gewisse Abhängigkeit zwischen dem Stadium der Secretion und der Lage und Gestalt des Kernes. So beobachtete Rawitz bei *Ostrea*, daß der central gelegene Kern, »dessen Veränderungen während der Secretion augenfällige sind«, kleiner wurde und proximalwärts wanderte. Bei Wirbeltieren liegt nach Stöhr der rundlich ovale Kern quer am Grunde der Zelle und wird mit fortschreitender Secretion platter. Bei *Anodonta* ließ sich eine derartige konstante Wechselbeziehung nicht feststellen. Meist liegt allerdings der Kern basal, aber es wurden auch Secretbildungsstadien beobachtet, wo er direkt central lag (vgl. Fig. 8 aus dem Mantel); auch zeigt der Kern oft bei basaler Lage runde Gestalt. Auf die Struktur des Kernes wird bei Besprechung der einzelnen Secretbildungsstadien weiter unten näher eingegangen werden. Oft ragt der Zellinhalt pfropfartig aus der Schleimzelle heraus (Fig. 23).

Was den Vorgang der Secretbildung anlangt, so verläuft er bei *Anodonta* in andrer Weise als z. B. bei Wirbeltieren. Bei diesen wandelt sich im allgemeinen zuerst der periphere Zellabschnitt in eine homogene Substanz, das Secret, um, und diese Umwandlung schreitet basalwärts fort. Am Grunde der Zelle liegt calottenförmig unverändertes Protoplasma mit dem Kern, das sich scharf vom distalen secrethaltigen Teil der Becherzelle abgrenzt, den man als Theca bezeichnet. Im Gegensatz hierzu tritt bei *Anodonta* das Secret in Form kleiner Tropfen überall im Protoplasma auf, so daß man hier von einer Theca nicht sprechen kann. Fig. 21 gibt eine junge Schleimzelle wieder, die eben anfängt, Mucin zu bilden. Sie zeigt ganz die Form der benachbarten Deckzellen, nur daß ihr der Flimmerbesatz fehlt. Im Protoplasma bemerkt man Andeutungen von schaumiger Struktur, ein Zeichen, daß die Bildung von Secret begonnen hat. Besondere Mucinogengranula, »welche erst durch bestimmte Umwandlungen und starke Quellung das definitive, flüssig zähe Secret liefern sollen« (Gurwitsch), wurden hier nicht beobachtet. Der runde Kern liegt basal nahezu in der Mitte der Zelle und enthält ein deutliches Kernkörperchen und grobkörniges Chromatin; er ist kleiner als die Kerne der Nachbarzellen und färbt sich stärker

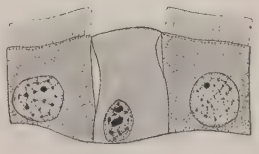

Fig. 21.
Junge epitheliale Schleimzelle im Epithel des Fußes. Vergr. 930.

als diese. Während aber auf diesem Stadium noch keinerlei besonders hervortretende Struktur im Protoplasma zu erkennen ist, zeigt Fig. 22 das erste Auftreten eines polygonalen Maschenwerkes. Dieses kommt folgendermaßen zustande. Das Secret scheidet sich in kleinen Tröpfchen aus, die im Protoplasma liegen und dieses bei fortschreitender Secretion zu dünnen Strängen auseinander drängen, wobei die Secrettropfen durch gegenseitigen Druck polygonale Gestalt annehmen. Das Maschenwerk hebt sich auf diesem Stadium nur schwach bei Färbung mit basischen Anilinfarbstoffen hervor, da die Bildung von Mucin noch gering ist. Da der Secretionsvorgang von einer starken Volumzunahme des Zellinhaltes begleitet ist, dehnt sich die Schleimzelle aus und erhält so ihre typische ovale Form. Dabei drückt sie auf die benachbarten Epithelzellen, die dadurch gezwungen werden, sich in die Länge zu strecken, wobei auch ihr Kern lang und schmal wird, wie in den Figuren zu sehen ist. Der Kern der Schleimzelle (Fig. 22) zeigt scharf hervortretenden großen Nucleolus und nur wenig Chromatin.

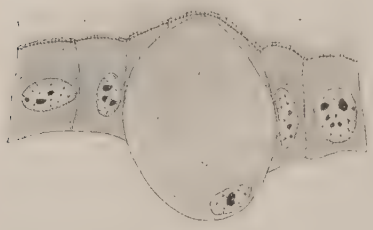

Fig. 22.
Große epitheliale Schleimzelle im Epithel des Fußes. Vergr. 930.

Weitere Stadien der Secretbildung sind Fig. 23 und Fig. 8. Hier treten die Stränge des polygonalen Netzes wegen ihrer intensiven Färbung besonders deutlich hervor, in Fig. 23 noch nicht so stark wie in Fig. 8, während sich die Maschen nur schwach tingiert haben. Dies hat folgenden Grund. Bei der Fixierung gerinnt das im abgeschiedenen Secrettropfen enthaltene Mucin größtenteils und schlägt sich auf den Protoplasmasträngen des Netzwerkes nieder. Bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin färben sich diese daher violett und der Inhalt der Maschen schwach blau, da er immer noch eine gewisse, wenn auch geringe Menge Mucin enthält. J. H. List hielt diese Stränge für reines Secret, das auch in der lebenden Schleimzelle in dieser Weise angeordnet sein sollte. Er nannte sie »Filarmasse« im Gegensatz zur »Interfilarmasse«, die aus Protoplasma bestehen sollte. Stöhr machte bald darauf aufmerksam, daß diese Bezeichnungen Verwechselungen herbeiführen

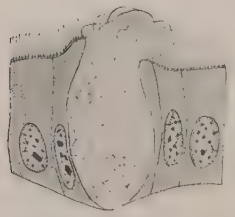

Fig. 23.
Schleimzelle mit aus dem Stoma hervorragendem Schleimpfropf. Vergr. 930.

müßten und man besser den von Schiefferdecker gewählten Namen »reticuläre Substanz« für das Maschenwerk beibehalten solle. Bekanntlich besteht das Protoplasma aus einem äußerst feinen Gerüst, der Filarmasse, und der dazwischen liegenden Interfilarmasse. Die Stränge des durch die Secretbildung in den Schleimzellen hervorgerufenen Netzwerkes bestehen nun, wie oben dargelegt wurde, aus Protoplasma; sie enthalten also sowohl Filar- wie Interfilarmasse. In fixiertem Zustand kommt nun noch durch die Gerinnung des Mucins dieses hinzu, welches das feine ursprüngliche Gerüst der Stränge überdeckt, so daß ein um vieles gröberes Netzwerk entsteht, das man, da es etwas andres darstellt, auch besser mit anderm Namen belegt. In Fig. 23 fehlt der Kern, da er auf dem Schnitt nicht getroffen war. Auf dem späteren Stadium, das Fig. 8 wiedergibt, liegt der Kern central; diese Lage ist zwar nicht die gewöhnliche, aber sie zeigt, daß der Kern nicht unbedingt basal liegen muß. Ein Nucleolus ist nicht zu beobachten, dagegen ist reichlich feinkörniges Chromatin vorhanden; der Kern färbt sich daher sehr stark.

Infolge der bei der Secretbildung stattfindenden Volumvergrößerung ragt der Zellinhalt zuweilen pfropfartig aus dem distalen Ende der Schleimzelle, dem Stoma, hervor. Um die Frage zu entscheiden, ob diese Öffnung stets wieder von neuem gebildet wird oder ständig vorhanden ist, warf Rawitz Exemplare von *Lima* in ein Gemisch von Osmiumsäure, Eisessig, Glycerin, und destilliertem Wasser. Es war dann »nach einer Stunde das ganze Gewebe leer und nichts mehr erhalten als die Kapseln der Drüsen . . . In ihnen allen erkennt man die ovalen oder kreisrunden Stomata in der Cuticula, . . deren Vorhandensein aus dem am lebenden Tiere beobachteten Auspressen des Secretes erschlossen wurde und die somit sich nicht erst kurz vor der Ausstoßung des Secretes bilden«. Im Gegensatz hierzu steht die Angabe von J. H. List bei Wirbeltieren, nach der erst bei Beginn der Secretionstätigkeit die Wand der Becherzelle »an der der Oberfläche zugekehrten Seite ein rundliches, anfangs kaum bemerkbares Loch (Stoma) erhält, das sich mit der Zeit vergrößert«. Auch bei *Anodonta* konnte bei jungen Schleimzellen und solchen, die mit der Bereitung von Secret noch nicht lange begonnen haben, kein Stoma beobachtet werden, und es ist daher anzunehmen, daß es sich erst in einem späteren Stadium anlegt und wahrscheinlich einem Resorptionsprozeß seine Entstehung verdankt. Wie weiter unten gezeigt werden soll, geht aber die Schleimzelle im einschichtigen Epithel von *Anodonta* nach einmaliger Secretion nicht zu grunde, sondern regeneriert das Verlorene

wieder. Jetzt wird aber die Schleimzelle durch keine feste Cuticula wie vorher distalwärts abgeschlossen, sondern ist nun eine offene Zelle (Fig. 25 *res*) geworden und braucht daher, da das Stoma schon vorhanden ist, kein neues zu bilden. Es ist daher der oben angeführte Versuch von Rawitz kein zwingender Beweis dafür, daß die Stomata ständig vorhanden seien.

Durch die Anreicherung von Secret in der Schleimzelle muß diese sich, wie schon erwähnt, ausdehnen und übt so auf die Nachbarzellen einen Druck aus, wodurch rückwirkend schließlich zusammen mit dem im Innern herrschenden Turgor eine Austreibung des Secretes erreicht wird. Wir treten damit in das Stadium der Excretion ein, das in Fig. 24 wiedergegeben ist. Hier ist der vollständige Zerfall in Secrettropfen eingetreten, die nun die ganze Zelle ausfüllen und durch das Stoma entleert werden. Der Kern ist oft durch die intensiv gefärbten Secrettropfen verdeckt. Wie im vorhergehenden letzten Stadium der Secretbildung läßt auch hier der Kern kein Kernkörperchen erkennen, sondern nur fein verteiltes Chromatin.

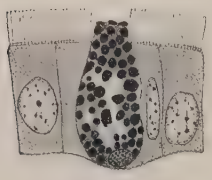

Fig. 24.
Schleimzelle im Stadium der Excretion. Vergr. 930.

Darüber ob die Schleimzelle nach Ausstoßung des Secretes abstirbt und durch andre ersetzt wird, oder ob sie das Verlorene wieder regeneriert, herrschen mehrere Ansichten in der Literatur. So sagt Stöhr: »Die meisten Drüsenzellen gehen beim Secretionsakte nicht zugrunde, sondern sind imstande, denselben Prozeß mehrfach zu wiederholen; ausgenommen Talgdrüsen . . . und Becherzellen«, und einer ähnlichen Meinung scheint J. H. List zu sein, wenn er sagt: »Daß sich die Becherzellen einmal in einem protoplasmatischen, ein andermal in einem schleimerfüllten Zustande befinden, bezweifle ich nach meiner Erfahrung.« Diese Resultate ergeben sich daraus, daß die Untersuchungen an mehrschichtigem Epithel angestellt wurden. Ihnen gegenüber steht eine Angabe über einschichtiges Epithel. Nach Untersuchungen an den eosinophilen Becherzellen aus den Tentakeln von *Ostrea* kommt Rawitz zu dem Ergebnis, daß die Becherzellen »keineswegs vergängliche Gebilde, sondern offenbar von langer Lebensdauer« sind. Er konnte jedoch nicht feststellen, »in welcher Weise die Restitution des Zellplasmas sich vollzieht und welche Rolle dem Kern dabei zufällt«. Auch bei *Anodonta* stirbt die Schleimzelle nach einmaliger Secretion nicht ab, sondern es bleibt während der Secretbildung um den Kern herum etwas Protoplasma zurück, von dem aus sich

die Zelle wieder regeneriert, so daß sie von neuem Mucin bilden kann. Fig. 25 (*res*) zeigt ein solches Regenerationsstadium. Das feinkörnige Protoplasma zieht sich von der Basis der Schleimzelle seitlich an der Wand in die Höhe, um schließlich die ganze Zelle wieder auszufüllen. Der Kern hat im Gegensatz zu den bisherigen Stadien eine auffallende Größe. Ein Nucleolus ist auch jetzt nicht zu beobachten, doch ist das feinkörnige Chromatinnetz geschwunden und an seine Stelle sind einige größere Chromatinbrocken getreten.

Faßt man die Ergebnisse noch einmal kurz zusammen, so findet man, daß sich zwar nicht die Lage des Kernes, sondern seine Struktur im Verlaufe der Secretion und Excretion als Ausdruck seiner Mitwirkung bei der Bereitung des Secretes typisch ändert. Zu Anfang zeigt der Kern einen scharf hervortretenden Nucleolus und ein grobes Chromatingerüst, das bei fortschreitender Secretionstätigkeit mehr und mehr zurücktritt. Am Ende der Secretion und im Stadium der Excretion ist vom Nucleolus nichts mehr zu sehen, dafür enthält der Kern jetzt ein feinkörniges Chromatingerüst, das durch seine dichte Lagerung die intensive Färbung des Kernes bewirkt. Nach Beendigung der Excretion erfährt der Kern eine starke Größenzunahme, und in seinem Innern liegen eine Anzahl größerer Chromatinbrocken von verschiedener Gestalt. — Diese Befunde ähneln den Resultaten, zu denen Hermann bei seinen Untersuchungen über die Becherzellen im Mundepithel der Salamanderlarve kam. Er faßt sie in den Worten zusammen, »daß der Zellkern bei der Ausbildung des Secretes einer regressiven Metamorphose unterliegt, die aber nicht zum Tode des Zellindividuums führt, sondern nur aufzufassen ist als eine Phase cyclischer Vorgänge, welche sich an der Drüsenzelle bei der Secretion abspielen«.

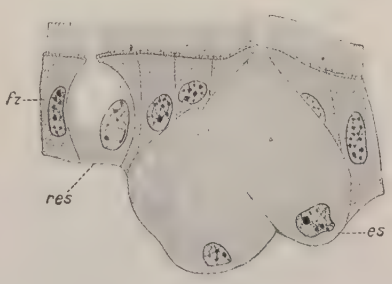

Fig. 25.
Fußepithel mit Schleimzellen (*es*). Regenerierende Schleimzelle (*res*). Vergr. 930.

Die Regeneration der Schleimzellen geht naturgemäß nicht ad infinitum weiter, sondern die Schleimzelle wird einmal erschöpft sein. Es muß dann für sie ein Ersatz geschaffen werden. Zwei Wege stehen dazu offen: Einmal können sich die Schleimzellen auf früher Entwicklungsstufe angelegt haben und sich dann als specifische Zellen weiter vermehren, oder sie könnten während der ganzen Lebensdauer einer

Muschel durch Umwandlung aus andern Zellen entstehen. Gegen die erstere Annahme spricht der Umstand, daß keine Teilungsstadien von Schleimzellen bekannt sind. Es fanden sich wohl einige Male Schleimzellen mit zwei Kernen, wie es Fig. 26 zeigt, aber niemals wurden Bilder beobachtet, die auf eine Vermehrung der Schleimzellen durch Teilung derselben hätten schließen lassen; außerdem liegt im Schnitt zwischen zwei Schleimzellen stets mindestens eine Deckzelle. — Was nun die zweite Annahme, eine Umwandlung andrer Zellen in Schleimzellen, anlangt, so ließ sich nirgends eine Entstehung aus Bindegewebszellen nachweisen; sie ist auch an und für sich schon durch die epitheliale Lage der Schleimzellen sehr unwahrscheinlich. Ebenso schreibt Rawitz: »Nur das konnte ich sicher erkennen, daß eine Umwandlung der Zellen der Bindesubstanz zu Becherzellen nicht statt hat«. Es bleibt somit als einzige Möglichkeit die Umwandlung von Epithelzellen in Schleimzellen. Schon Leydig sprach die Schleimzellen in der Haut von Fischen als abgeänderte Epithelzellen an, und in einer kürzlich erschienenen Arbeit konnte Techow gelegentlich seiner Regenerationsversuche an Gastropoden in den Regeneraten »im Epithel ein bläschenförmiges Gebilde feststellen, dessen Inhalt in Gestalt zarter Wolken deutlich die Farbreaktion des Schleimes zeigte und sich als modifizierte Epithelzelle zu erkennen gab, denn der zugehörige Kern ließ sich an der aufgetriebenen Zelle mit Sicherheit nachweisen«. Das Epithel hatte sich an den verletzten Stellen erst neu gebildet, und die in ihm auftretende Schleimzelle muß sich aus einer Epithelzelle herausgebildet haben. — Auch bei *Anodonta* ließen sich Anhaltspunkte für eine Umwandlung von Epithelzellen in Schleimzellen finden. So gibt Fig. 21 eine Zelle wieder, die noch ganz die Gestalt der umgebenden Deckzellen besitzt und sich durch den Mangel des Flimmerapparates auszeichnet. Der Kern liegt der Zellbasis an und ist im Vergleich zu denen der Nachbarzellen an Volumen kleiner als diese; auch besitzt er eine dichtere Struktur, so daß er Kernfarbstoffe bedeutend intensiver aufnimmt als die Nachbarkerne. Die Gestalt und Struktur des Kernes stimmt mit der einer jungen Schleimzelle überein. Ganz ähnlich sagt Paneth: »Im ganzen macht der Kern der Becherzellen gegenüber dem der Epithelzellen den Eindruck, als ob er geschrumpft und dichter wäre.« Ich möchte daher die in Fig. 21 wiedergegebene Zelle für eine aus einer gewöhnlichen Deckepithelzelle hervorgegangene junge Schleimzelle ansprechen.

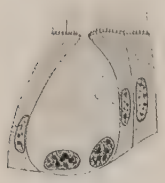

Fig. 26.
Schleimzelle mit zwei Kernen. Vergr. 930.

b. Subepitheliale Schleimzellen.

Wie schon oben erwähnt wurde, treten die Schleimzellen in der Muskelhaube und der Vorderkante des Fußes in der Hauptsache subepithelial auf und zwar in solcher Anzahl und Mächtigkeit, daß sie Bindegewebe und Muskulatur zum Teil ganz verdrängen. Wie Fig. 27 (*ss*) erkennen läßt, sind es einzellige Gebilde, die flaschenförmig tief ins Bindegewebe hineinragen und von denen jede ihren eignen Ausführungsgang hat. Ähnlich wie bei den epithelialen Schleimzellen ist ihr ganzer Habitus je nach dem Stadium der Secretion verschieden. In der Figur sind die Schleimzellen nicht sämtlich in ihrer ganzen Länge getroffen; dies kommt daher, daß sie nicht in einer Ebene liegen, sondern meist einen etwas gewundenen Verlauf nehmen. Hanitsch will bei *Anodonta* Komplexdrüsen gesehen haben, die nach ihm mit einem gemeinsamen Ausführungsgang münden, der zugleich mit dem Lacunensystem in Verbindung steht und sich gabeln kann. Es ist jedoch nicht verständlich, wie durch einen solchen Kanal einmal Secret nach außen, ein andres Mal Wasser nach innen gelangen soll, ohne daß geeignete Saug- und Verschlußvorrichtungen vorhanden sind. Georgévitch wendet sich daher mit Recht gegen diese Angabe und hält auch eine Gabelung der Ausführungsgänge für einen

Fig. 27.

Übersichtsbild aus dem Fuß mit Flimmerepithel (*fz*) und tief ins Bindegewebe hineinragenden subepithelialen Schleimzellen (*ss*). Vergr. 465.

Irrtum, »nous pensons que ce sont plutôt les entrecroisements des conduits des autres glandes du voisinage«. Diese Erklärung trifft wahrscheinlich das Richtige, denn es ist sehr leicht möglich, sich durch solch angebliche Gabelung täuschen zu lassen. Da die subepithelialen Schleimzellen infolge ihrer großen Zahl an manchen Stellen und ihrer Ausdehnung oft eng aneinanderliegen (vgl. die Figur), dabei im Schnitt nicht ganz getroffen werden, können sowohl Schleimzellen mit doppeltem Ausführungsgang vorgetäuscht werden wie auch mehrzellige Drüsen mit einem gemeinsamen Ausführungsgang, der sich dann auch weiter ins Innere fortsetzt. So ist es zu erklären, wenn Hanitsch und Georgévitch im Fuß von *Anodonta* mehrzellige Drüsen gesehen haben wollen. Letzterer unterscheidet dabei vier »glandes mucipares . . . de différentes espèces«. Es liegen 1) »glandes solitaires« zwischen den Epithelzellen und sind schwer von ihnen zu unterscheiden und 2) ebenfalls »glandes solitaires« mehr nach dem Innern zu, die einen längeren und schmäleren Ausführungsgang besitzen. Sie bilden den Übergang zu 3) den »glandes composées«, die sich aus einer kleinen Zahl von Drüsenzellen zusammensetzen, die denselben Bau wie die vorigen haben. Treten nun mehrere der »glandes composées« zusammen, so entstehen 4) die »glandes complexes«, die viel weiter in das Innere des Fußes hineinragen.

Vergleicht man diese vier Gruppen mit den von mir beobachteten Arten von Schleimzellen, so kommt man zu folgendem Ergebnis: Die »glandes solitaires« der ersten Gruppe sind die oben beschriebenen epithelialen Schleimzellen; daß sie schwer zu erkennen wären, wie Georgévitch sagt und man nach seiner Zeichnung auch glauben muß, kann man kaum behaupten, im Gegenteil heben sie sich gerade im Fuß schon wegen ihres größeren Umfanges von den Deckzellen ab, namentlich aber durch ihre typische Färbung bei Anwendung von Mucinfarbstoffen. Die zweite Gruppe der »glandes solitaires« sind, nach seiner Zeichnung zu urteilen, die vorher beschriebenen subepithelialen Schleimzellen (Fig. 27 *ss*). Was schließlich die dritte und vierte Gruppe anlangt, so ist Georgévitch hier in denselben Fehler verfallen, den er Hanitsch vorwirft, indem er die nahe beieinander gelegenen und auf dem Schnitt schief getroffenen einzelligen Schleimzellen für mehrzellig angesprochen hat. Es ließen sich nie mehrzellige Drüsen beobachten; sondern die scheinbare Mehrzelligkeit erweist sich bei guter Färbung stets als Täuschung, da man dann die einzelnen Schleimzellen mit ihren Ausführungsgängen deutlich gegeneinander abgegrenzt sieht. — Die Secretionsstadien der subepithelialen Schleim-

zellen sind dieselben wie die der epithelialen, so daß es sich wohl erübrigt, näher darauf einzugehen.

Wie die subepithelialen Schleimzellen aufzufassen sind, als epitheliale Gebilde, oder ob sie aus Zellen des Bindegewebes hervorgegangen sind, darüber herrschen verschiedene Ansichten. Nach Flemming sind sie bindegewebiger Natur und durch Metamorphose der Bindesubstanzzellen entstanden; ihm schließt sich J. H. List an. Demgegenüber äußert schon Leydig die Ansicht, »daß die Drüsen (in der Haut der Gastropoden) umgebildete, vergrößerte und nach einwärts gewachsene Epithelzellen sind«, und befindet sich so in gewisser Übereinstimmung mit Boll, nach dem die einzelligen Schleimdrüsen in der Haut der Mollusken nur vergrößerte und in das Bindegewebe gerückte Becherzellen sind. Dieser letzteren Ansicht möchte ich mich anschließen, da sie durch Übergänge von epithelialen Schleimzellen, die vollkommen im Epithel liegen, zu den subepithelialen Schleimzellen, die weit ins Bindegewebe hineinragen, gestützt wird, wie dies etwa durch folgende Reihe veranschaulicht wird: Fig. 8, 26, 25, 27, 24, 7, 9 und 29. Für gewöhnlich werden die epithelialen Schleimzellen zur Lieferung des zum Schutze notwendigen Schleimes ausreichen. Ergibt sich aber an besonderen Stellen die Notwendigkeit einer gesteigerten Secretionstätigkeit, so reichen jene nicht mehr aus, und die Organe der Schleimabsonderung müssen vergrößert werden. Sie wachsen daher nach innen ins Bindegewebe hinein und zwar in dem Maße, wie es erforderlich ist. Wie dieser Vorgang sich vollzieht, beschreibt Techow in seiner bereits erwähnten Arbeit bei Gastropoden und gibt auch eine Reihe von Bildern, welche das erläutern: »Ungefähr drei Wochen nach der Operation kann man die ersten Entwicklungsstadien der Schleimdrüsen beobachten. Es senkt sich nämlich eine Epithelzelle aus dem Zellverbande in das unterliegende Gewebe, ohne sich jedoch völlig vom Epithel zu trennen . . . Mit der wachsenden Entfernung der Zelle von ihrer Matrix wird der Verbindungsstrang zu einem sehr dünnen Faden ausgezogen, der nicht immer leicht aufzufinden ist.«

Am Mantelrand treten die subepithelialen Schleimzellen nur in der Innenfalte und der Innenseite der Mittelfalte auf, denn beim Öffnen der Schale kommen diese Stellen mehr als die übrigen Teile des Mantels in Berührung mit der Außenwelt und bedürfen daher auch einer stärkeren Schutzschleimschicht. Dabei macht sich ein Unterschied zwischen Vorder- und Hinterende des Tieres bemerkbar, insofern als die subepithelialen Schleimzellen im vorderen Teil des Mantelrandes zahlreicher vorkommen als in der Gegend der Siphonen. Dieses verschiedene Ver-

halten erklärt sich daraus, daß die Tiere besonders mit dem Vorderende im Schlamm und Kies stecken und daher auch in diesem Teil die Gefahr einer Verletzung beim Fortkriechen größer ist als am Hinterende. In größerer Zahl, als es im Mantelrand der Fall ist, finden sich daher die subepithelialen Schleimzellen im Fuß vor, auch ist ihre Größe hier bedeutender. Beim Fuß ist ebenfalls eine Seite und zwar die, welche beim Kriechen im Sande besonders in Anspruch genommen wird, die Muskelhaube und die Vorderkante, durch besonderen Reichtum an großen subepithelialen Schleimzellen ausgezeichnet.

III. Die Mundlappen.

A. Morphologie und allgemeine Histologie.

Zwischen dem dorsalen Ende der vorderen Fußkante und dem vorderen Adductor liegt die Mundöffnung, die als querer Spalt von einer dorsalen, bzw. hinteren, und einer ventralen, bzw. vorderen, Vorstülpung des Oesophagus begrenzt wird. Diese setzen sich seitlich in die Mundlappen fort, so daß man auf jeder Seite einen inneren und einen äußeren Mundlappen unterscheiden kann; und zwar ist der innere am Fuß, der äußere am Mantel festgewachsen, wie man aus den Fig. 28 *a* und *b* ersehen kann. Es sind Photographien einer lebenden (*a*) und einer in Formol gehärteten (*b*) *Anodonta*; in den Figuren ist der hintere Teil der Tiere weggelassen, da hier nur der vordere von Bedeutung ist. Die Tiere liegen auf dem Rücken, und die beiden Mantellappen sind zur Seite geschlagen. Fig. 28*b* zeigt die Mundlappen wie im gewöhnlichen Leben aneinanderliegend; der Fuß ist kontrahiert, so daß man in die quer davor liegende Mundöffnung hineinsehen kann. In Fig. 28*a* verdeckt der nach vorn etwas vorgestreckte Fuß die Mundöffnung, und die Mundlappen sind auseinander geklappt, so daß man auf ihren breiten hinteren Innenflächen die dort befindlichen leistenförmigen Erhebungen erkennen kann.

Jeder Mundlappen hat, wie aus der Figur zu ersehen ist, ungefähr die Gestalt eines stumpfwinkligen Dreiecks mit abgerundeter Spitze. Zum besseren Verständnis der weiteren Ausführungen soll die Anwachsstelle am Fuß oder Mantel als die Basis der Mundlappen (Fig. 34*b*), die größte Seite des Dreiecks als unterer freier Rand (Fig. 35 *ufr*) und die kleinste Seite als Hinterrand der Mundlappen (*hr*) bezeichnet werden. Die beiden Lappen einer Seite sind an der Basis verwachsen und bilden so eine Rinne zwischen sich, die nach vorn in die Mundöffnung führt und als Mundrinne, vielleicht besser als Mundlappenrinne bezeichnet

wird. Kurz vor dem Hinterrande steigt die Verwachsung der beiden Mundlappen einer Seite steil auf bis zur halben Höhe. Der Hinterrand ist selbst wieder frei, die Mundlappen weichen hier sogar an der Basis stark auseinander und bilden so den Mundlappenwinkel. Mit ihrem Hinterrande reichen die Mundlappen bis an die Vorderkante der inneren Kieme heran, wie in Fig. 28*a* sehr gut zu sehen ist; dies hat, wie weiter unten ausgeführt werden wird, eine große Bedeutung für die Nahrungsaufnahme.

a

b

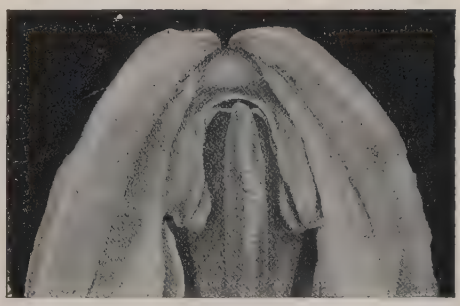

Fig. 28 *a* u. *b*.

Photographie *a*. einer lebenden, *b*. einer in Formol gehärteten älteren *Anodonta*, von unten gesehen, mit Mantel, Mundlappen und Fuß. Vergr. 4/5.

Nach Troschel sind die Mundlappen »höher als lang bei *Unio*, *Anodonta* und *Margaritana*«. Da bei einem solchen Vergleich die Längsachse des Tieres zugrunde gelegt werden muß, die hier parallel der Verbindungslinie der beiden Adductoren verläuft, ist diese Angabe Troschels nicht recht zu verstehen, denn das Verhältnis von Länge und Höhe ist gerade umgekehrt. Da der Unterrand gebogen verläuft, wird die größte Höhe der Mundlappen kurz vor dem Hinterrande erreicht und beträgt etwas über ein Viertel der Länge an der Basis gemessen; in der Nähe der Mundöffnung sinkt die Höhe auf etwa ein Zwölftel der Länge. Diese Maße beziehen sich auf *Anodonta* und *Margaritana*; bei *Unio* ist der Unterschied zwischen Höhe und Länge der Mundlappen geringer. — Während der vordere nach der Mundöffnung zu gelegene Teil der Mundlappen durch keine besondere äußere Struktur auffällt, ist der hintere Abschnitt auf den einander zugekehrten Seiten durch den Besitz von leistenförmigen Erhebungen ausgezeichnet. Die Grenze beider Teile liegt ungefähr in

der Mitte. Die Leisten ziehen in gleichbleibender Breite senkrecht zum Unterrand nach der Basis, wo sie in gewissem Abstande von denen der Gegenseite endigen und so die Mundlappenrinne bilden. Sie fangen auch nicht direkt am unteren freien Rande an, sondern etwas nach innen davon entfernt, so daß sie einen schmalen Randbezirk frei lassen, der hinten in das ebenfalls von Leisten freibleibende schmale, dreieckige Hinterende hinter der Verwachsungsstelle, die Spitze, übergeht.

Häufig werden die Mundlappen entsprechend ihrer Entstehung aus dem Wimperfeld oder Velum, das bei der Larve den Mund umgibt, als »Velarlappen« oder »Mundsegel« bezeichnet, wie es nach Wasserloos bei *Cyclas cornea* der Fall ist. Bei *Anodonta* fehlt dieses larvale Velum, und die Mundlappen entstehen hier als Vergrößerungen der Lippen. Manche Forscher unterscheiden zwischen dem adoralen glatten Teil der Mundlappen und dem hinteren mit Leisten versehenen Abschnitt und bezeichnen den ersteren als »Lippen« und den andern als »Mundlappen«. Auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen, die von andrer Seite unternommen wurden, soll im folgenden das Ganze als Mundlappen bezeichnet werden.

Das Bindegewebe hat lacunären Charakter, der besonders in der Gegend der Leisten deutlich ausgeprägt ist; Langersche Blasen finden sich nicht. Unter dem niedrigen Epithel der Außenseiten ziehen längsverlaufende Muskelzüge hin, andre begleiten das Leistenepithel und ermöglichen es den Leisten, Eigenbewegungen zu machen. — Die Mundlappen werden vom Cerebralganglion aus innerviert und erhalten ihre Zufuhr an frischem Blut durch die Velararterie, die von der Arteria pallialis abzweigt. — Das die Mundlappen deckende Epithel zeigt je nach seiner Lage auf der Innen- oder Außenseite verschiedenes Aussehen, da das Innenepithel, d. h. das Epithel der einander zugekehrten Seiten der Mundlappen, bedeutend höher ist als das der Außenseite. Pinselzellen kommen nicht besonders häufig vor, und Schleimzellen finden sich nur in der Form der epithelialen Schleimzellen vor, während subepitheliale fehlen. Dieser Mangel an subepithelialen Schleimzellen erklärt sich wohl aus der geschützten Lage der Mundlappen in der Mantelhöhle. Ebenso wie im Fuß trifft man im Epithel der Mundlappen kein Pigment an. Ihre hell- oder dunkelbraune Färbung stammt von den Einschlüssen der hier in besonderer Menge auftretenden Wanderzellen her.

B. Das Epithel der Mundlappen.

1. Die Innenseite.

a. Der adorale glatte Teil derselben.

Auf den einander zugekehrten Seiten werden die Mundlappen im glatten adoralen Teil von einem Epithel bedeckt, das sich aus hohen schmalen Cylinderzellen zusammensetzt. Fig. 29 zeigt einen Längsschnitt durch einen Mundlappen. Mit Rücksicht darauf, daß die Leisten im Schnitt möglichst senkrecht getroffen werden sollten, ist infolge der schiefdreieckigen Gestalt der Mundlappen nur die hintere leistentragende Hälfte vollständig und von der vorderen glatten (*viep*) nur das Ende zu sehen. Die Flimmern wurden der Übersichtlichkeit wegen nicht eingezeichnet. Die folgende Fig. 30 gibt einige Zellen dieses vorderen glatten Teiles der Innenseite bei sehr starker Vergrößerung gezeichnet wieder. Das Protoplasma ist feinkörnig, und der große ovale Kern zeigt neben wenig Chromatin einen großen Nucleolus. Wie die Figur zeigt, sind die Zellen durch die besondere Form ihres Wimperapparates ausgezeichnet, der eine ganz ähnliche Ausbildung hat, wie sie Gutheil von den Zellen des Oesophagusepithels von *Anodonta* beschreibt. Bei guter Färbung beobachtet man im distalen Teil der Zellen einen breiten hellen Saum, in dessen Mitte die scharf hervortretenden Basalkörperchen liegen. Schon bei schwachen Vergrößerungen fallen die Fortsetzungen der Wimpern im Protoplasma der Zelle, die Faserwurzeln, wegen ihrer intensiven Färbung auf. Sie haben verschiedene Länge, sind jedoch niemals bis zum Kern zu verfolgen, sondern reichen im Verhältnis zur Höhe der Zellen nur ein kurzes Stück in sie hinein. Außerdem sind sie mit Verdickungen versehen, von denen sich besonders die obersten, an dem hellen Saum gelegenen durch stärkeres Hervortreten auszeichnen und so den Eindruck einer zweiten Basalkörperchenreihe hervorrufen können. Mitunter sind auch die Bulbi der Wimpern durch besondere Größe ausgezeichnet. Da die Zellen, die diesen Wimperapparat besitzen, auf den einander zugekehrten Seiten der Mundlappen sitzen, wo naturgemäß infolge der Anreicherung von Nahrungskörpern den Wimpern eine größere Arbeitslast zufällt, so geht man wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß diese besondere Ausbildung des Wimperapparates zu seiner größeren Festigung dient. Auch Gutheil ist der Ansicht, daß sie für das Oesophagusepithel »als eine besonders kräftige Stützvorrichtung für die Wimperbewegung« aufzufassen sei; anderseits hält er es aber auch für möglich,

»daß das Bild vielleicht eher auf eine Regeneration des Wimperapparates aus dem Innern der Zelle deuten könnte, als auf einen teilweisen Ersatz für die ohnehin bei Flimmerzellen seltene Mitose, indem die obere

Fig. 29.
Übersichtsbild eines Längsschnittes durch den leistentragenden Teil eines Mundlappens. Vergr. 40.

helle Zone auf irgendeine Weise degenerieren und die darunter liegende die Funktion der Cuticula übernehmen würde, wodurch das normale Bild wieder zustande käme. Die Bulbi wären dann als Reste ehemals unter einer Cuticula gelegener Basalkörperchen aufzufassen, was hier in dem vorliegenden Bilde mit ihrer starken Färbung einerseits und ihrem etwas zerrissenen Aussehen anderseits ganz in Einklang stehen würde«. Demgegenüber ist zu bemerken, daß letztere Ansicht wenig für sich hat und die erstere wohl die richtigere ist. Wenigstens spricht für sie einmal, daß diese Art der Ausbildung des Wimperapparates allen Zellen des glatten adoralen Epithels eigen ist, und ferner daß ein »zerrissenes Aussehen« der Bulbi, wie Gutheil es nennt, nicht an ihnen zu beobachten war. — Zwischen diesen hohen Cylinderzellen liegen vereinzelte Schleimzellen.

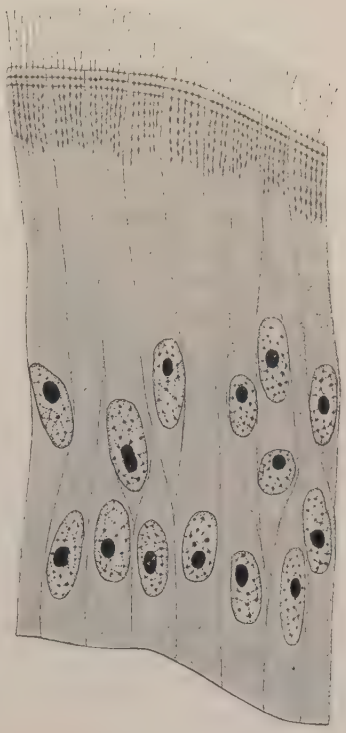

Fig. 30.

Hohes Flimmerepithel mit eigenartiger Ausbildung des Flimmerapparates aus dem adoralen Innenepithel der Mundlappen. Vergr. 1000.

Bei *Mytilus galloprovincialis* und *Lithophagus lithophagus* beschreibt List »in dem Wulst, den der Mundlappen am basalen Abschnitte macht, vor der ersten Leiste unter dem Epithel ein Lager von Drüsen mit ungeformtem Inhalt, das keinen Ausführungsgang nach außen besitzt . . . Ähnliche Drüsen liegen subepithelial in den Leisten entweder einzeln oder zu Gruppen angeordnet, hier sind die Ausführgänge oft vorhanden. Neben den beiden typisch ausgebildeten Drüsenarten, den sogenannten Mucindrüsen und granulierten, eosinophilen Drüsen, kommen alle möglichen Entwicklungsstadien beider Drüsenformen vor, wie man aus dem Verhalten ihres Inhaltes gegen Farbstoffe und seiner Struktur schließen muß«. Meine Fig. 29 stimmt nahezu vollkommen überein mit dem Bilde, das List von *Mytilus galloprovincialis* gibt. Auch bei *Anodonta* findet sich an derselben Stelle im Bindegewebe vor der ersten Leiste mitunter etwas Ähnliches. Bei näherer Untersuchung mit

stärkeren Systemen löst sich das angebliche Drüsenlager in Wanderzellen und Kalkeinlagerungen auf, die in dem in dieser Gegend kompakteren Bindegewebe auf den ersten Blick obigen Eindruck hervorrufen können. Gerade in den Mundlappen trifft man viele Wanderzellen mit eosinophilen Einschlüssen, die leicht mit Drüsen verwechselt werden können. Nun gibt es aber bei *Anodonta* keine eosinophilen Drüsen, dazu wurden speziell in den Mundlappen keine subepithelialen Schleimzellen, wie sie aus dem Mantel und dem Fuß oben beschrieben worden sind, beobachtet; dafür finden sich aber im Bindegewebe verstreut Kalkkörner, die sich genau wie Mucin färben und diese Verwechslung bewirkt haben dürften.

b. Das Leistenepithel.

Die Fig. 29 zeigt auf dem Längsschnitt durch einen Mundlappen ferner die quergetroffenen Leisten. Bei stärkerer Vergrößerung ist eine einzelne Leiste noch einmal in Fig. 31 wiedergegeben, und besonders diese letztere weist eine etwas absonderliche Form auf; warum gerade sie ausgewählt wurde, wird weiter unten erläutert werden. Für *Unio* gibt Thiele an: »An andern Schnitten fällt es auf, daß in den Leisten an entsprechenden Stellen regelmäßige Einbuchtungen vorkommen, in deren Grunde meist zwei kurze Wimperzellen liegen, neben diesen beiderseits eine Sinneszelle. In den Spitzen der Leisten sind solche Zellen nicht wahrzunehmen.« Untersucht man die Mundlappen von *Anodonta* und *Unio* lebend unter dem Mikroskop, so beobachtet man, daß die Leisten Bewegungen und Kontraktionen auszuführen imstande sind. So können sie sich steil aufrichten oder nach vornüber legen, und dabei treten oft auch diese Einbuchtungen auf. Wie die Fig. 31 zeigt, weisen die Vorder- und Rückseite einer Leiste (*V*, *H*) einen Unterschied in der Höhe des Epithels auf, und zwar ist das Epithel der Vorderseite einer Leiste niedriger. Die größte Höhe erreichen die Zellen des freien Randes einer Leiste, während das Epithel, das die Rinne zwischen zwei Leisten, die Zwischenleistenrinne (Fig. 31 *zlr*), auskleidet, sich aus den niedrigsten Zellen zusammensetzt. Es sind kubische Zellen mit fast rundem Kern, der einen deutlichen Nucleolus zeigt. Die Epithelzellen der Leisten selbst sind schmale hohe Cylinderzellen, die wie jene mit Flimmern versehen sind, von denen noch die Rede sein wird. Das Protoplasma ist feinkörnig, und der länglich-ovale Kern hat neben wenig Chromatin einen großen Nucleolus.

Zellgruppierungen, wie sie Thiele für die Einbuchtungen im Epithel von *Unio* angibt, daß neben zwei kurzen Wimperzellen beider-

seits eine Sinneszelle liegt, konnten bei *Anodonta* nicht beobachtet werden. Als Simroth die Mundlappen der Najaden untersuchte, fand er keine auffallend große Zahl von Tastborsten, im Gegenteil schienen sie fast zu fehlen; ebenso erwähnt Flemming ihr spärliches Vorkommen im Epithel der Mundlappen. Thiele hat im Leistenepithel »an gewissen Stellen schmale, dunkel tingierte Kerne wahrgenommen, von

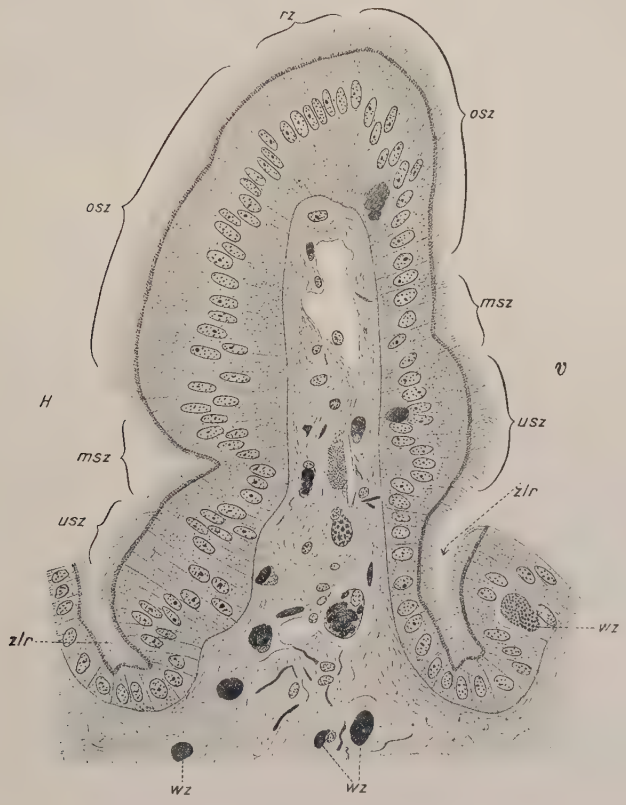

Fig. 31.
Querschnitt durch eine Leiste. Vergr. 420.

denen ich annehme, daß sie Sinneszellen angehören; dieselben finden sich in den Vertiefungen zwischen den Leisten oder auch in diesen selbst auf ihrer übergeneigten Seite meist in einer Erhöhung des Epithels. Sie sind immer sehr vereinzelt . . . Von diesen Zellen Fortsätze in das Bindegewebe zu verfolgen, ist mir zwar nicht gelungen, doch glaube ich bei andern Muscheln (*Lithodomus*) solche mit Bestimmtheit von ganz ähnlichen Gebilden gesehen zu haben«. Bei der Untersuchung

lebender Mundlappen von *Anodonta* stellt man bald fest, daß das Vorkommen von Sinnesborsten hier ebenso variiert wie z. B. an den Papillen des Branchialsipho. Sie finden sich zwar auf der ganzen Oberfläche zerstreut vor, jedoch in wechselnder Anzahl. Auf Schnitten wurden nur wenige Sinneszellen beobachtet. Es fanden sich wohl im Epithel häufig basal gelegene, intensiv gefärbte Kerne, doch gehörten diese stets zu Wanderzellen. In Macerationspräparaten wurden Sinneszellen stets gefunden, und an diesen sowie an denen der Schnitte ließ sich feststellen, daß sie denselben Bau besitzen wie die aus dem Mantel und dem Fuß beschriebenen. Der Kern liegt im basalen Teil der Sinneszelle, der in das Bindegewebe hineinragt, und der distale Abschnitt ist stark verschmälert und trägt die Sinneshaare.

Schleimzellen finden sich im leistentragenden Teil der Mundlappen ebenfalls nur in geringer Anzahl und fast ausschließlich in dem Randsaume am freien unteren Rand und dem anstoßenden Teil der Leisten, besonders in der Nähe der Spitze der Mundlappen. Je weiter man nach der Mundlappenrinne oder nach vorn kommt, desto geringer ist ihre Zahl, bis sie ganz verschwinden. Dies stimmt mit den Befunden Thieles überein: »Nach der Spitze hin nimmt ihre Menge zu.«

2. Die Außenseite.

Das Epithel zeichnet sich durch die geringe Höhe seiner Zellen aus, die kubisch und von wechselnder Breite sind (Fig. 29 *mlaep*, Fig. 32). Nach Thiele kann man die Cilien »nur mit Mühe wahrnehmen«. Diese allgemeine Angabe trifft für *Anodonta* nicht zu; denn wenn hier auch die Flimmern der kubischen Zellen kürzer sind als die der hohen Cylinderzellen der einander zugekehrten Seiten der Mundlappen, so sind sie doch sowohl im Leben wie auf Schnitten deutlich zu sehen. Auch lassen sich bei starker Vergrößerung auf gutgefärbten Schnitten die Fortsetzungen der Flimmern in das Plasma hinein eine Strecke weit verfolgen (Fig. 32); die Faserwurzeln treten ziemlich kräftig hervor, zeigen Anschwellungen und verlaufen parallel. In Fig. 33 sind die Flimmern nicht eingezeichnet, weil nur die Basalkörperchen gut zu erkennen waren und es nicht feststand, ob die Flimmern nicht aus einem bestimmten Grund fehlten. Der Kern der Zellen ist sehr groß; er liegt gewöhnlich in der Mitte der Zelle und zeigt einen großen Nucleolus. — Im Epithel finden sich zerstreut Pinselzellen und epitheliale Schleimzellen.

Außer den typischen bewimperten Deckzellen gibt es andre, die sich durch ihr von jenen verschiedenes Aussehen auszeichnen, durch

welches sie den Eindruck von secernierenden Zellen machen (Fig. 33). Am distalen Ende zeigt eine solche Zelle eine Ausbuchtung, die verschiedene Größe annehmen kann. Wie die Figur erkennen läßt, hat sich zwischen dem Wimperapparat hindurch ein schmälerer oder breiterer Fortsatz des Zellinnern gebildet, der meist ovale oder kreisrunde Gestalt besitzt. Diese Ausbuchtungen finden sich nicht immer nur in der Einzahl an einer Zelle vor, sondern sie können zu mehreren an einer Zelle auftreten. Bei manchen Zellen ist sogar die ganze distale Oberfläche mehr oder weniger vorgewölbt (Fig. 32). Diese bläschenartigen Erweiterungen der Zellen fallen durch ihre hellere Färbung auf; sie setzen sich aber nicht besonders scharf vom übrigen Teil der Zelle ab. Ihr Inhalt ist fein granuliert und färbt sich mit Eisenhämatoxylin oder bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin heller als das übrige Protoplasma. Dieses weist keine Sonderstrukturen gegenüber den intakten Wimperzellen auf. Der Wimperapparat fehlt entweder ganz (Fig. 32), oder er ist noch zum Teil vorhanden.

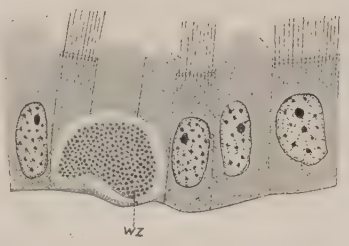

Fig. 32.
Außenepithel der Mundlappen mit secernierenden Zellen. Vergr. 1200.

Nach all diesen Befunden scheint es sich hier um eine Art bläschenförmiger Secretion zu handeln derjenigen ähnlich, wie sie aus dem Darm und dem Magen bei Dipteren, Reptilien und Amphibien beschrieben wird. Van Gehuchten untersuchte »les cellules sécrétantes qui forment le revêtement épithélial de l'intestin moyen de la larve d'un diptère némocère, la *Ptychoptera contaminata*«. Die Bilder, die er davon gibt, stimmen mit denen von *Anodonta* fast vollkommen überein. Ein Unterschied macht sich in der Struktur des Protoplasma bemerkbar. So sagt van Gehuchten: »Granuleux, dépourvu de corps figurés ou d'enclaves, le protoplasme est nettement strié dans la partie qui avoisine la tunique propre«. Bei *Anodonta* ließ sich auch bei Anwendung stärkster Systeme keine besondere Struktur im Protoplasma dieser besonderen Zellen beobachten, sondern sie zeigten in dieser Hinsicht dasselbe Aussehen wie die gewöhnlichen Deckzellen der Nachbarschaft. Als van Gehuchten die secernierenden Zellen im Leben untersuchte,

Fig. 33.
Außenepithel der Mundlappen mit secernierenden Zellen. Vergr. 1200.

fand er, daß die Bläschen »présentant un contenu liquide transparent et cristallin . . . riche en substances albuminoïdes«, der sich auf Schnitten als »une masse finement granuleux« darstellte. Auch bei *Anodonta* konnten einige Male bei Untersuchung lebenden Materials solche Stadien beobachtet werden, die sich durch den stärker lichtbrechenden Inhalt der bläschenförmigen Ausbuchtung zu erkennen gaben. Er gibt dann weiter an, daß diejenigen Bläschen, die nur durch einen schmalen Fortsatz mit der Zelle in Verbindung stehen, sich ablösen, indem sich die Brücke immer mehr verschmälert und schließlich durchbricht, so daß die Bläschen als Ganzes in die Darmhöhle gelangen. Bei den Zellen, deren ganze Oberfläche secerniert, entsteht nach ihm unterhalb an der Grenze eine neue Membran; noch bevor sich das Bläschen abgelöst hat, wird schon durch Reißen seiner Wandung der Inhalt entleert. Der letztere Modus und die ihm ähnliche Art der Ausstoßung des Secretes, wie sie Gutheil aus dem Enddarm von *Anodonta* (vgl. dessen Fig. 51) beschreibt, konnte am Mundlappenepithel von *Anodonta* nicht beobachtet werden. Aus den vorhandenen Stadien kann geschlossen werden, daß, wenigstens in dem Fall, den Fig. 33 wiedergibt, die Bläschen sich erst vollkommen abschnüren, bevor sie durch Aufplatzen ihren Inhalt entleeren. Wie die Zellen in Fig. 32 sich des Inhaltes ihrer Bläschen entledigen, ist nicht zu sagen, da keine Anhaltspunkte darüber gefunden wurden. Überhaupt ist nicht zu ersehen, welchen Zweck an dieser Stelle gerade die Secretbildung verfolgt, die allem Anschein nach vorzuliegen scheint, da diese Erscheinung nur auf den einander abgewendeten Seiten der Mundlappen beobachtet wurde. Andernfalls könnte, da der Vorgang gerade an den Mundlappen sich abspielt, an ein giftiges Secret zur Tötung der als Nahrung dienenden Tiere oder vielleicht an ein die Verdauung einleitendes Secret gedacht werden. Dagegen spricht aber der Umstand, daß auf der gerieften Seite der Mundlappen derartige Zellen sich nicht vorfinden. Besonders hinderlich für eine Erklärung ist der Umstand, daß eine typische Reaktion bisher nicht gefunden wurde.

C. Physiologisches über die Mundlappen.

1. Ansichten früherer Autoren.

Das Vorkommen von leistenförmigen Erhebungen an der Oberfläche der Mundlappen führte einige Forscher dazu, darin den Beweis für eine respiratorische Betätigung der Mundlappen zu sehen; diese wurden daher auch als »Nebenkiemen« bezeichnet. Nach Erman müßte man sie sogar »als Hauptkiemen, als das wesentliche Organ

des Respirationsprozesses ansehen, während die sogenannten Kiemen . . . zur Aufnahme und Zeitigung der Eier« in der Hauptsache dienten. Auch Thiele ist der Ansicht, daß »bei den Najaden die Annahme einer Nebenfunktion der Mundlappen zu respiratorischem Zwecke nicht von der Hand zu weisen« sei, denn »der Leistenbesatz, welcher für die Nahrungsbeschaffung keinen sonderlichen Wert haben dürfte, vergrößert ihre Oberfläche um ein Namhaftes, während die Dicke ihrer Blätter sehr gering zu sein pflegt«. Durch diese Bildungen kann allerdings eine gewisse Ähnlichkeit der Mundlappen mit Kiemen vorgetäuscht werden; dazu kommt, daß bei manchen Formen die Kiemen verhältnismäßig klein sind, während die Mundlappen ungewöhnliche Größe erlangt haben. In seiner eingehenden Arbeit über die Biologie der Muscheln weist Wallengren das Irrige obiger Ansicht nach und zeigt auf experimentellem Wege die große Bedeutung der Mundlappen für die Nahrungsaufnahme. »Die Mundlappen zeigen keine speziellen Organisationsverhältnisse, die auf eine besondere respiratorische Wirksamkeit deuten. Nur an der allgemeinen Hautatmung dürften sie teilnehmen und haben somit nur in diesem Sinne eine respiratorische Bedeutung.« Schließlich sei noch einer ganz eigenartigen Erklärung der Mundlappen der Najaden gedacht, die von Hazay stammt: »Die Tiere ernähren sich von den im Bodenschlamm und Wasser lebenden Infusorien, . . welche . . . durch die Kiemen ausgeschieden, sich zu flachen kleinen Küchlein anhäufen und von den Reibplatten der Mundlappen zerrieben eingeführt werden.«

2. Die Flimmerströmungen der Mundlappen.

Die Mundlappen sind wie die ganze nicht von der Schale bedeckte Oberfläche mit Flimmern bedeckt. Zur Beobachtung der Richtung, in der diese schlagen, wurden die Mundlappen makroskopisch und mikroskopisch untersucht, und zur bessern Sichtbarmachung der Flimmerströmungen wurde Carmin, Tusche oder Lampenschwarz in Wasser aufgeschwemmt und zugefügt. Unter dem Binocular und dem Mikroskop wurden die Körnchen in ihrer Strömungsrichtung verfolgt, und man konnte bald beobachten, daß die Körnchen einer Richtung untereinander durch das von den Schleimzellen bereitete Secret verklebt waren und oft lange farbige Fäden bildeten. Wie Stenta zuerst zeigte, geschieht die Fortbewegung der Nahrungspartikel nicht, wie man früher meinte, durch Wasserströmungen, sondern durch Wandströmungen vermittels der direkten mechanischen Tätigkeit der Flimmern. »Unter ersterem verstehe ich jene Ströme, welche auch noch

auf größerer Entfernung hin durch Wimperung entstehen; unter Wandströmung dagegen dicht über dem Epithel hinstreichende Strömungen. Im letzteren Falle befinden sich die durch die Strömung bewegten Teilchen stets in einem Schleimfaden im Anschluß an das Epithel.«

Im folgenden sollen nun die etwas komplizierten Verhältnisse hinsichtlich der Richtung der Flimmerströmungen der Mundlappen dargelegt werden. Meine Befunde stimmen größtenteils mit den Angaben Wallengrens überein; bei den Punkten, wo dies nicht der Fall sein sollte, wird auf die Unterschiede näher eingegangen werden. Die beiden Fig. 34 und 35 sind in Anlehnung an Wallengren angefertigt und sollen in schematischer Weise die Richtung der Flimmerströmungen veranschaulichen. An der glatten Außenseite der Mundlappen verlaufen die Flimmerströmungen im vorderen Teil von der Basis (*b*) zum unteren Rand (*nfr*), während sie im hinteren Abschnitt von der Basis zum unteren und hinteren Rand (*hr*) divergieren. Außerdem geht eine Strömung am unteren Rand nach hinten zur Spitze, und die am Hinterrand (*hr*) verlaufende Strömung biegt etwas vor der Spitze auf die Innenseite der Mundlappen um, wo die Verhältnisse der Flimmerströmungen sehr kompliziert sind. Am vorderen ungerieften Teil der Innenseite schlagen die Flimmern schräg von außen nach innen der Mundlappenrinne zu, die in ihrer ganzen Erstreckung vom Hinterrand bis zur Mundöffnung nach vorn schlagende Flimmern trägt.

Nicht mehr so einfach liegen die Dinge im leistentragenden Teil der Innenseite. Ihre genaue Beobachtung stößt auf technische Schwierigkeiten, da bei den abgeschnittenen Mundlappen die Leisten sich besonders gern umlegen und sich nach vornüber neigen, wobei sie sich auch noch stark kontrahieren. Es ist daher dann unmöglich, in die Zwischenleistenrinne hineinzusehen. Wallengren untersuchte daher die Mundlappen in künstlich gestrecktem Zustand, indem er sie mit Nadeln zwischen zwei auf dem Objektträger aufgeklebten Wachsstreifen ausspannte. Da aber auch dann die Leisten immer noch stark übergeneigt sind, so wurde versucht, dünne Längsschnitte durch lebende Mundlappen herzustellen, was auch einige Male gelang, so daß dann an ihnen seitliche Bilder zur Ergänzung der Aufsichtsbilder gewonnen werden konnten. Die Resultate, die so an lebendem Material gewonnen wurden, konnten mit den Befunden an Schnitten durch konserviertes Material verglichen werden, das die verschiedene Schlagrichtung der Flimmern sehr gut erkennen läßt, wenn die Abtötung nur schnell genug erfolgte. Auch ist bei konserviertem Material die Größe der

Flimmern besser zu beurteilen; aus diesen Gründen wurde die Leiste, welche in Fig. 31 wiedergegeben ist, gewählt.

Wenn man von oben auf die Leisten schaut, so wimpert scheinbar nur die Vorderseite der Leisten, während sich die Rückseite in Ruhe zu befinden scheint. Erman, der noch keine Flimmerbewegung wegen der Unvollkommenheit der damaligen Technik kannte, gibt an, »daß von den zwei Abhängen, die eine Schlucht oder ein Tal bilden, immer nur der eine sich wellenförmig undulierend bewegt, während der entgegengesetzte Abhang ruht«. Dieser Gegensatz ist natürlich nur scheinbar und kommt daher, daß an der Vorderseite der übergebogene Rand scharf eingestellt ist und dabei die Flimmern über den Rand hinausragen, während die Rückseite langsam ansteigt, so daß sich die Flimmern nicht von dem Untergrund abheben. Nach Wallengren hat man an einer Leiste folgende verschiedenen Zonen zu unterscheiden. Längs dem freien Rand jeder Leiste verläuft die Randzone, an die sich seitlich die beiden oberen Seitenzonen anschließen. Darauf folgen beiderseits die mittlere und schließlich die untere Seitenzone; im Grunde zwischen zwei Leisten befindet sich die Zone der Zwischenleistenrinne. Diese Bezeichnungen sollen im folgenden beibehalten werden. Die Fig. 31 stellt eine im Schnitt quergetroffene Leiste dar. Die Richtung der Flimmern entspricht den Beobachtungen an lebendem Material. Die Randzone (*rz*) ist schmal, und ihre langen Flimmern schlagen, senkrecht zur Bildebene, zum unteren Rand der Mundlappen. Nach Wallengren sind es wirkliche Cirren, die die Randzone bedecken. Da sich die Flimmern aber weder an lebendem noch an konserviertem Material durch kräftigere Gestalt auszeichnen, ist es keineswegs gerechtfertigt, sie als Cirren zu bezeichnen. Eher könnte man dagegen die Flimmern der anschließenden oberen Seitenzone, die als die größte Zone mehr als die Hälfte der Rückseite (*H*) jeder Leiste einnimmt (*osz*), als Cirren bezeichnen, besonders wenn man diejenigen an der Grenze gegen die mittlere Seitenzone betrachtet. Ihre langen Flimmern sind relativ sehr stark und schlagen von hinten nach vorn oder von der Richtung der Zwischenleistenrinne (Fig. 31 *zlr*) her nach der Randzone, also in der Richtung zur Mundöffnung. In demselben Sinne schlagen auch die etwas kürzeren und weniger kräftigen Flimmern der oberen Seitenzone an der Vorderseite (*v*) der Leisten (*osz*), die sich ebenfalls lang hinstreckt. Ihre Schlagrichtung ist also auch von hinten nach vorn oder von der Randzone weg nach der Zwischenleistenrinne.

Es folgt nun auf beiden Seiten jeder Leiste die mittlere Seitenzone, die keine große Ausdehnung hat (Fig. 31 *msz*). Nach Wallen-

GREN besteht zwischen der Vorder- und Rückseite einer Leiste in dieser Zone der Unterschied, daß auf der Rückseite die »Cilien nach oben in der Richtung gegen die Mundrinne schlagen«, dagegen auf der Vorderseite »sich in der Richtung nach der Mundrinne und schräg nach innen

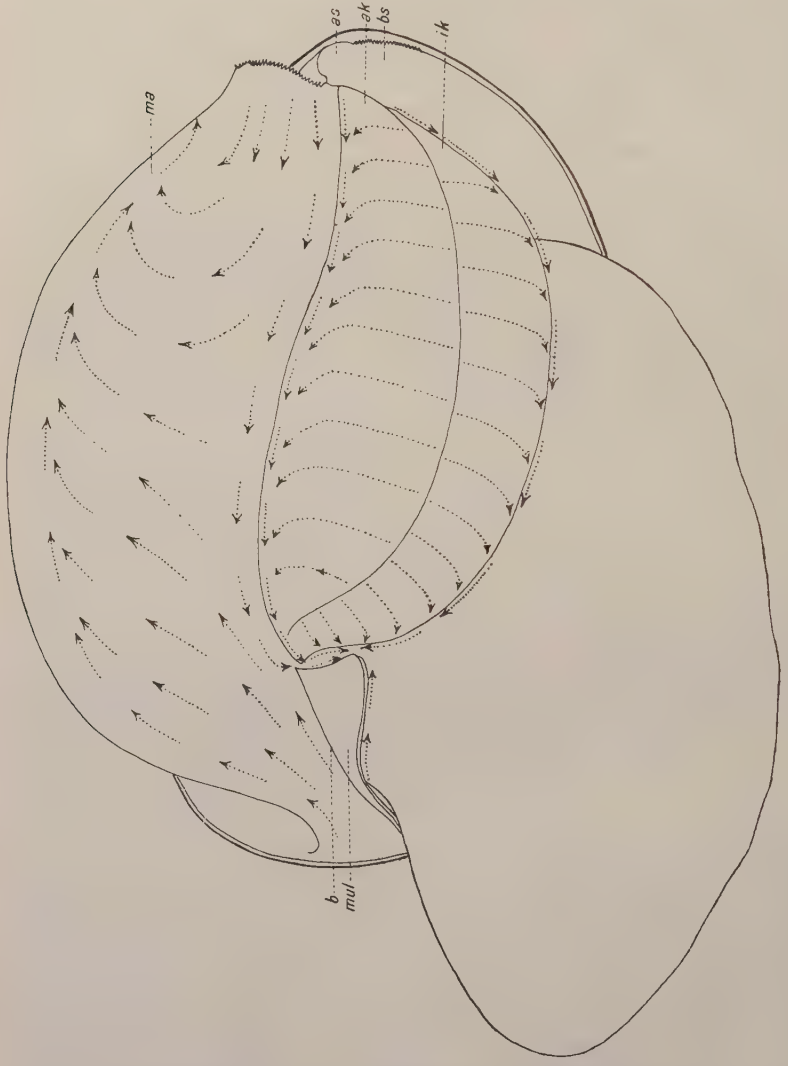

Fig. 34.
Schematisches Übersichtsbild einer *Anodonta* zur Veranschaulichung der Flimmerströmungen.

der Zwischenleistenrinne zu« bewegen. Bei dem Versuch mit den Carminkörnchen wurde wiederholt beobachtet, daß diese sich auf der Höhe der mittleren Seitenzone auf die Mundrinne zu bewegten, wobei sie jedoch niemals nach oben oder, besser, gegen den freien Rand der

Leisten getrieben wurden. Dagegen wurde einige Male beobachtet, daß Körnchen von ihrem geraden Wege zur Mundrinne schräg nach der Zwischenleistenrinne zu abgetrieben wurden. Hieraus darf man wohl schließen, daß die Schlagrichtung der Flimmern der mittleren

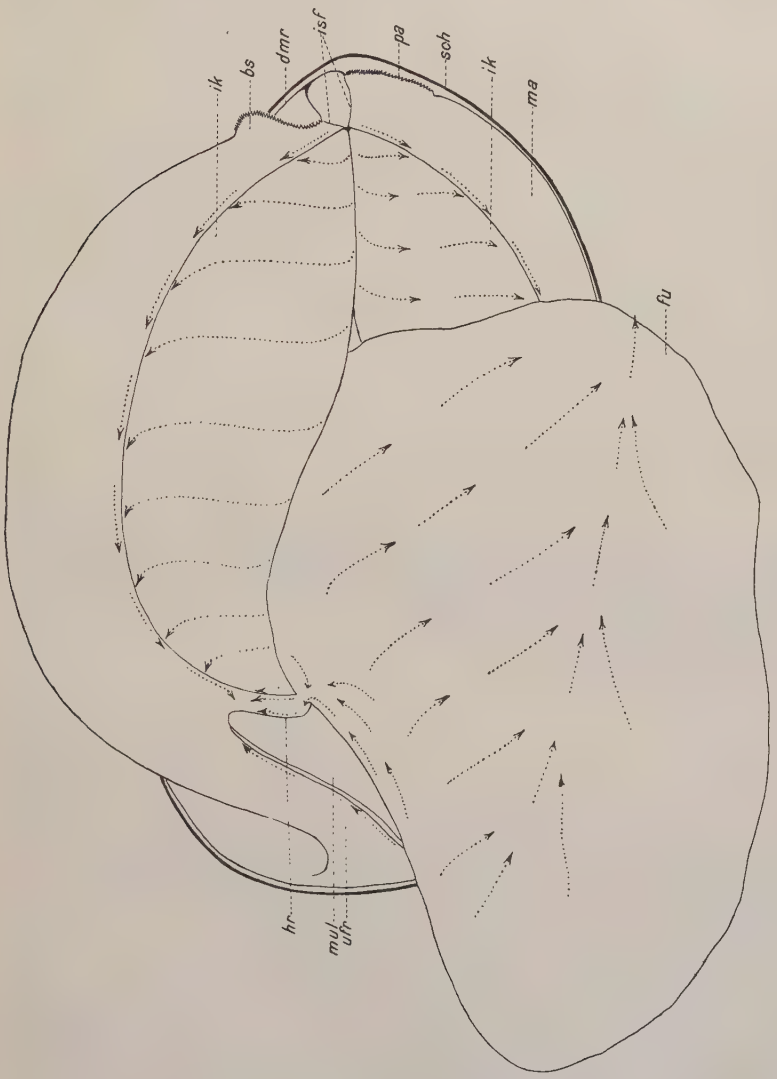

Fig. 35.
Schematisches Übersichtsbild einer *Anodonta* zur Veranschaulichung der Flimmerströmungen.

Seitenzonen in der Hauptsache nach der Mundrinne zu gewendet ist, aber mit einer geringen Drehung der Zwischenleistenrinne zu.

Die Flimmern der unteren Seitenzone, sowohl der Rückseite (*H*) wie der Vorderseite (*V*) der Leisten (Fig. 31 *usz*) sind wieder kräftige

lange Cilien, die in der Richtung nach der Zwischenleistenrinne zu schlagen, welche ihrerseits feine Flimmern führt, die sich nach innen der Mundrinne zu bewegen. Dieser letztere Befund steht im Gegensatz zu Wallengren, welcher angibt, daß »die hier befindlichen feinen und verhältnismäßig kurzen Cilien nach dem freien Mundlappenrand hin« schlagen. Es bewegten sich jedoch stets bei vollkommen gestreckten Mundlappen, wo man bequem den Boden der Zwischenleistenrinne beobachten konnte, die Körnchen vom freien Unterrand (*ufr*) weg der Mundlappenrinne zu. — Auf der Zone am unteren freien Rande (*ufr*) der Mundlappen, die von den Leisten freigelassen wird, dem unteren Randsaum, findet sich eine nach hinten gerichtete Strömung, also in demselben Sinne wie die des unteren Randes selbst, die oben bereits erwähnt wurde. Durch die gut entwickelte Fähigkeit, die Gestalt und gegenseitige Lage der Leisten beliebig verändern zu können, kann die Muschel den Transport der Nahrungskörper zum Mund hin regulieren.

3. Die Flimmerströmungen an der übrigen Körperoberfläche.

Nachdem so die Flimmerströmungen der Mundlappen genau dargelegt wurden, fragt es sich, wie die Nahrungskörper auf die Mundlappen gelangen. Das Wasser strömt durch den Branchialsipho (Fig. 2 *bs*, Fig. 34 u. 35 *bs*) und die bei ausgestrecktem Fuß eventuell zwischen den Mantelrändern vorhandenen Spalten an der Ventralseite in die Mantelhöhle und gelangt aus der infrabranchialen Kammer in die suprabranchiale, worauf es durch die Analöffnung (Fig. 2 *as*, Fig. 34 u. 35 *as*) wieder entleert wird. Dabei werden die im eingezogenen Wasser suspendierten Fremdkörper auf der Oberfläche der Kiemen zurückgehalten und geraten nun in den Wirkungsbereich der Wandströmungen der Kiemen. Wie man sich durch den Versuch mit Carminwasser überzeugen kann, herrscht an der äußeren Kieme (Fig. 34 *ak*) auf beiden Seiten eine von unten nach oben gehende Strömung; und zwar geht der an der Außenseite aufsteigende Strom dorsal in einen andern über, der in der Kiemenmantelrinne von hinten nach vorn verläuft. Der an der Innenseite der äußeren Kieme aufsteigende Wimperstrom mündet in die zwischen den beiden Kiemenblättern verlaufende Rinne, die Kiemenachsenrinne, in der die Flimmern nach vorn schlagen. Am freien Rand der äußeren Kieme ist von einer längs verlaufenden Strömung nichts zu bemerken. Im Gegensatz zu den äußeren Kiemenblättern verhalten sich die inneren umgekehrt (Fig. 34, Fig. 35 *ik*). Auf beiden Seiten der inneren Kiemenblätter

gehen die Flimmerströme nach unten zum freien Rand, wo sie in die von hinten nach vorn verlaufende Marginalrinnenströmung einmünden. Wie Fig. 28 zeigt, umfassen die Mundlappen in ihrer natürlichen Stellung die inneren Kiemenblätter, die größer als die äußeren sind, an ihrem Vorderrand, und bis hierher reicht die zuführende Wirkung der Marginalrinne von hinten her; das übrig bleibende Stückchen der Marginalrinne trägt von vorn nach hinten schlagende Flimmern, wie in Fig. 34 u. 35 angedeutet ist. An der Stelle, wo sich diese beiden entgegengesetzten Richtungen treffen, werden die mitgeführten Partikelchen auf die Mundlappenwinkel übertragen, deren Flimmern sie auf den gerieften Teil der Mundlappen befördern.

Auch die Mantellappen (Fig. 34 *ma*) tragen zum Teil mit bei zum Transport von Nahrungskörperchen zu den Mundlappen hin, indem parallel der Kiemenanwachsstelle in geringer Entfernung davon ein Flimmerstrom nach vorn zu den Mundlappen führt. Am übrigen Teil der Mantelinnenfläche schlagen die Flimmern nach außen und hinten. — Am Fuß (Fig. 35 *fu*) kommen für die Nahrungszufuhr nur die in nächster Umgebung der Mundöffnung gelegenen Teile mit ihren Flimmern in Betracht.

Die so zu den Mundlappen transportierten Nahrungskörper werden dann durch die verschiedenen Flimmersysteme der Mundlappenrinne zugeführt und in der Nähe der Mundöffnung aufgespeichert. Von Zeit zu Zeit öffnet die Muschel den Mund, und die mit allerhand Fremdkörpern vermengte Nahrung gelangt durch Einstülpung der die Mundöffnung begrenzenden Teile in den Oesophagus.

IV. Anhang.

1. Das Vorkommen von Kalk im Bindegewebe.

Aus der Mantelzacke und besonders dem Bindegewebe des Mantels von *Unio* beschreibt Rawitz das massenhafte Vorkommen von Mucin, das »durch Intervention von Becherzellen, die an der Innenseite in großer Anzahl sich vorfinden«, an die freie Oberfläche gelangt. »Es erscheint . . . als eine amorphe Masse, die aus einzelnen Körnchen bzw. Tröpfchen besteht, die dicht aneinander gelagert sind.« Rawitz bezeichnet diese Gebilde deshalb als »amorphe Schleimmassen«, weil sie sich mit Hämatoxylin blau färben und »nicht als histologisch differenzierte Drüsen erscheinen«. Sie entstehen nach ihm aus Zellen, die in den Maschen der Bindesubstanz liegen und umgewandelte Flemmingsche Bindesubstanzzellen sind. Ob die Zelle bei der Secretion

zugrunde geht oder nicht, hat er nicht feststellen können. Er verwertet dann »das Auftreten amorpher Secretmassen« für die Systematik der Lamellibranchier, da es »augenscheinlich auf einen gewissen Grad von Degeneration im betreffenden Organismus« hindeute. Bei genauer histologischer und chemischer Untersuchung stellt es sich heraus, daß diese fraglichen Gebilde kein Mucin sind, sondern Kalkkörper, die auf die von Rawitz angegebenen Stellen nicht beschränkt sind, sondern im ganzen Körper anzutreffen sind, wie gezeigt werden wird.

Sie scheinen allgemein verbreitet zu sein, da sie aus den verschiedensten Körperteilen bei Lamellibranchiaten und Gastropoden beschrieben worden sind. So fand Grobben im Bindegewebe des Bulbus arteriosus von *Venus verrucosa* und *Cytherea* »ein variköses Netz aus körnigem Plasma bestehend«, das Körnchen mit starkem Glanz enthielt, der bei Behandlung mit Reagenzien verschwand. Wie weiter unten ausgeführt werden soll, dürfte es sich hier um die fraglichen Kalkkörperchen handeln. — Aus der Najadenkieme beschreibt Posner »eigentümliche Concremente konzentrisch geschichteten, sehr stark lichtbrechenden kohlensauren Kalkes«, die »in ihrem Aussehen ungemein an die Stärkekörner in pflanzlichen Geweben« erinnern; die gleiche Angabe macht Kollmann. Schließlich bildet sie Thiele aus den Mundlappen von *Unio* ab; nach ihm ist der Kalk an ein organisches Substrat gebunden. — Bei Gastropoden sind sie von Semper und Leydig als »spindelförmige oder länglich runde, mitunter einem Schleifstein ähnliche Körper« beschrieben worden; letzterer bildet auch zwei geschichtete Kalkkörper ab und nennt sie »Spitzweckchen«. — Während aber die bisher genannten stets nur von kohlensaurem Kalk reden, macht Barfurth Angaben über das Vorkommen von phosphorsaurem Kalk in Leber und Mantel von Gastropoden, und Janssens, der die Lamellibranchierkiemen eingehend daraufhin untersuchte, stellte fest, daß die Gebilde kohlensauren und phosphorsauren Kalk enthalten. Im Gegensatz zu der Angabe Barfurths, daß Sommertiere eine Anhäufung der Kalkkörper zeigen, so daß ihr Mantel davon außen weiß erscheint, sagt Janssens: «En été les concrétions sont absentes».

Bei *Anodonta* konnte ein Unterschied in der Häufigkeit des Vorkommens dieser Kalkkörper zwischen Sommer und Winter nicht beobachtet werden; bei besonders starker Anhäufung im Mantel erschien dieser auch hier weißlich. In Zupfpräparaten findet man stark lichtbrechende Gebilde von der Form, wie sie die Fig. 36 und 37*a* zeigen. Es sind entweder kleinere oder größere Körnchen oder unregelmäßige

Konglomerate, die einzeln oder zu Nestern dicht gedrängt beisammenliegen (Fig. 38); meist weisen sie einen gelblichen Farbton auf. Bei Zusatz einer Säure (Salzsäure und besonders Salpetersäure, weniger bei Essigsäure) verschwindet unter schwacher Gasentwicklung die Farbe und ihr Lichtbrechungsvermögen, so daß sie nur noch schwer zu erkennen sind. Färbt man dann oder auch schon vorher mit Hämatoxylin (Delafield), so nehmen sie die Farbe stark auf und lassen jetzt deutlicher eine konzentrische oder exzentrische Schichtung erkennen, indem hellere und dunklere Schichten miteinander alternieren (Fig. 37 *b*, *c*). Die größeren Konglomerate, die vor der Einwirkung der Reagenzien homogen aussehen, lassen nachher erkennen, daß sie aus mehreren Körnchen durch Verschmelzung entstanden sind (Fig. 37 *d*), da die äußeren Schichten den verschmolzenen Körnern gemeinsam sind. In Schnittpräparaten sieht man die Gebilde im Bindegewebe zwischen den Zellen liegen. Im Fuß und im eigentlichen Mantel kommen sie meist vereinzelter vor. Nie wurden sie hier bei *Anodonta* in der Anhäufung angetroffen wie z. B. bei *Margaritana* oder wie es Rawitz für *Unio* angibt. Sie durchziehen entweder in Ketten das Bindegewebe, indem ein Körnchen hinter dem andern liegt (Fig. 38 *ka*), oder man sieht in einem homogen erscheinenden Teil des Bindegewebes eine große Anzahl sehr kleiner Körnchen, die bei starker Vergrößerung als Punkte eben noch zu erkennen sind und wohl die Anfangsstadien darstellen (Fig. 37 *a* und 38 *ka*). In den Papillen liegen sie wie in den Mundlappen meist zu größeren Haufen beieinander, und in den Kiemen füllen sie oft das ganze Bindegewebe an. — In der Lösung der Körner in Säuren läßt sich Calcium und Phosphorsäure nachweisen; bei Zusatz von Schwefelsäure lösen sie sich auf, und an ihrer Stelle schießen Gipskristalle hervor. Die Körnchen bestehen also aus phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk, der an eine organische Substanz gebunden ist, die

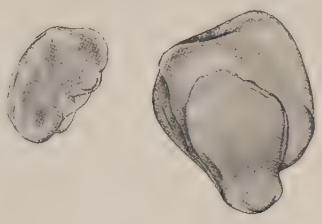

Fig. 36.
Kalkkörper aus dem Bindegewebe einer Papille. Zupfpräparat. Vergr. 930.

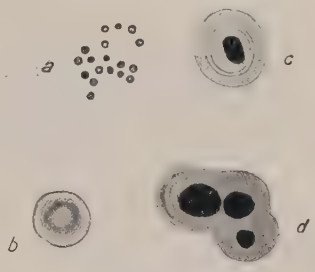

Fig. 37.
Kalkkörper aus dem Bindegewebe des Mantels. Schnittpräparat. *a*, *b*, Orange-G Hämatoxylin; *c*, *d*, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1165.

bei Behandlung mit Säuren zurückbleibt und sich mit basischen Anilinfarbstoffen färbt, bei Erhitzung aber verbrennt.

Daß kohlensaurer und phosphorsaurer Kalk sich mit organischen Substanzen zu bestimmt geformten Körpern umlagern können, gelang Harting auf experimentellem Wege nachzuweisen, indem er ein lösliches Calciumsalz auf Carbonate und Phosphate in einer organischen albuminhaltigen Flüssigkeit einwirken ließ. Es bildeten sich dann ähnliche Körper und Konglomerate, wie sie oben beschrieben wurden. Es traten zuerst Membranen auf, in denen schwarze Punkte sichtbar

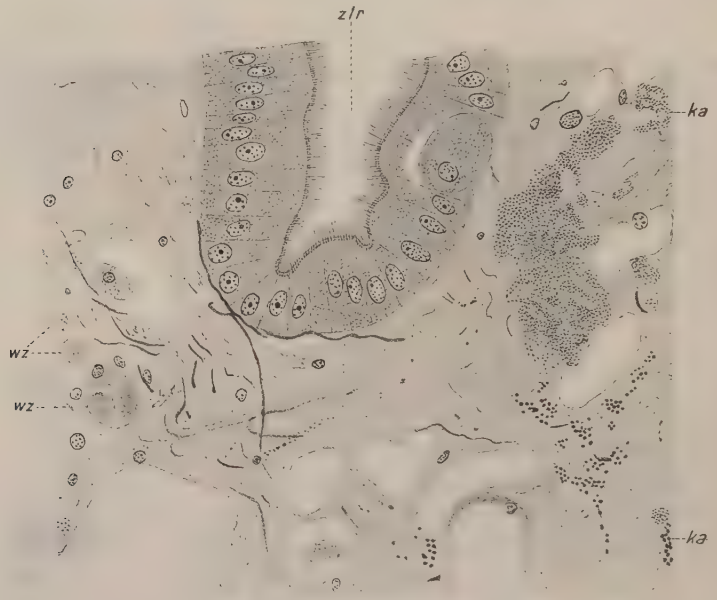

Fig. 38.

Bindegewebe am Grunde einer Zwischenleistenrinne (*zlr*) mit Kalkkörnchen (*ka*) und Wanderzellen. Vergr. 555.

wurden, die zu Kugeln heranwuchsen, konzentrische oder exzentrische Schichtung annahmen und schließlich auch zu größeren Konglomeraten zusammenschmolzen, wenn sie sich in ihrem gegenseitigen Wachstum störten. Auch diese künstlichen Kalkgebilde nahmen Farbstoffe pflanzlichen und tierischen Ursprungs auf.

Wie die Kalkkörper im Organismus gebildet werden, darüber existiert nur die Angabe Leuckarts, die auf der Annahme einer direkten Wasseraufnahme ins Blut basiert und nach der die Stoffwechselprodukte innerhalb der Blutlacunen mit dem Kalk des Wassers in Reaktion

treten. Ohne obige Annahme für wahrscheinlich zu halten, bin ich der Ansicht, daß durch das Darmepithel mit den Nahrungsstoffen zugleich auch Kalk aufgenommen wird, der mit Bestandteilen des Blutes eine Verbindung eingeht und im Bindegewebe aufgespeichert wird. — Was die physiologische Bedeutung der Kalkkörper anlangt, so dürften sie zur Schalenbildung Verwendung finden und als Reservematerial im Falle einer Schalenverletzung den in größeren Mengen nötigen Kalk liefern. Die Ansicht von Peck, daß sie »yellow granular food-material destined for the glochidian embryos« darstellten, zu der er wohl durch ihre besonders starke Anhäufung in den Kiemen gelangt ist, dürfte wohl kaum größeren Anklang finden.

2. Wanderzellen.

Im Epithel und auch im darunterliegenden Bindegewebe fallen Massen gelb bis braun gefärbter Concremente auf, die mitunter in großer Zahl auftreten und das gewohnte Bild verwischen können. Die Massen liegen in Zellen eingeschlossen, die man ihrer Natur nach als Wanderzellen bezeichnen kann, da sie im ganzen Körper umherwandern. Die Concremente, die sie einschließen, können verschiedene Form haben; entweder sind es unregelmäßige Körnchen, die meist zu Ballen vereinigt die Zelle anfüllen (Fig. 7, 18, 19, 31, 32, 33, 39*a*), oder es sind ein oder mehrere große homogene Einschlüsse, die mitunter konzentrische Schichtung zeigen können, vorhanden (Fig. 27, 31, 38, 39*b*, *c*). Auch in der Farbe unterscheiden sie sich, je nachdem die Einschlüsse gefärbt oder nicht gefärbt sind. Im letzteren Falle tingieren sie sich mit Eosin und mit Eisenhämatoxylin. Im Gegensatz zu ihnen nehmen die farbigen keine Farbe auf und kommen in allen Nüancen von hellgelb bis dunkelbraun vor. Alle diese verschiedenen Fälle können zusammen in ein und derselben Wanderzelle beobachtet werden. Infolge der Einschlüsse ist der Kern der Wanderzellen oft abgeplattet und liegt ihnen halbmondförmig an. Das Protoplasma tingiert sich nur schwach und tritt der Menge der Einschlüsse gegenüber meist ganz zurück.

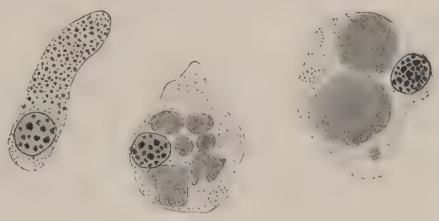

Fig. 39.
Wanderzellen mit verschiedenartig geformtem Inhalt. Vergr. 1165.

Die Wanderzellen mit den eosinophilen Granula beschreibt Stenta

als runde Drüsenzellen, die einen grobkörnigen Inhalt führen und in relativ geringer Zahl im Epithel liegen, wo sie nur die distale Hälfte einnehmen. Die Körnchen färben sich mit Eosin, nehmen aber kein Thionin auf. Ob es Schleimzellen sind, oder ob ihnen excretorische Bedeutung zukommt, konnte er nicht ermitteln. Das Bild, das er davon gibt, macht es sehr wahrscheinlich, daß man es hier mit Wanderzellen zu tun hat. — Die homogenen Einschlüsse sind mehrfach mit Zellkernen verwechselt worden. So fand List bei *Mytilus galloprovincialis*: »Zur Zeit des Wachstums der Schale und des Periostracums kann man beobachten, daß in den Amöbocyten oder Wanderzellen der Nucleolus, der in dem rundlichen Kern eingeschlossen liegt, sehr groß ist und durch seine starke Tinctionsfähigkeit mit Eosin sehr auffällt. Zugleich läßt sich eine Wanderung dieser Zellen nach dem Epithel der Außenfläche des Mantels und dem der Außenfalte feststellen. In diesen dahin wandernden Zellen wird der Nucleolus immer größer, vom Chromatin, das sich stets mit Hämalaun distinct blau färbt, sind nur noch wenige Körnchen vorhanden, und schließlich ist alles verschwunden, d. h. an Stelle des Kernes ist ein stark glänzender homogener Körper vorhanden, der sich intensiv, grell leuchtend rot mit Eosin tingiert.« Diese eosinophilen Körper werden dann nach ihm mit zum Aufbau vom Periostracum verwendet. Daß diese Angabe einer Umwandlung des Kernes auf einem Irrtum beruht, erhellt unter anderm daraus, daß man bei *Anodonta* neben dem homogenen eosinophilen Einschlußkörper den sich mit Hämatoxylin kräftig blau färbenden Zellkern liegen sieht.

Nach Rubbel besteht auf Grund seiner Schnittserien durch *Margaritana*-Perlen der Perlkern »aus mehr oder minder großen Partikeln einer gelben bis gelbbraunen Substanz«, die sich im ganzen Mantel findet, eben den gefärbten Einschlüssen der Wanderzellen. Geraten diese auf ihrer Wanderung durch das Mantelaußenepithel in den Mantelschalenraum, so können die Einschlüsse das Außenepithel zur Secretion anregen und so die Entstehung einer Perle veranlassen.

De Bruyne hat sich mit den verschiedenen Blutzellen der Mollusken näher beschäftigt und konnte an überlebenden Stücken des Mantels und der Kiemen von *Anodonta cygnea* (*Unio*, *Mytilus*, *Ostrea*), beobachten, wie solche Wanderzellen mit braunem Inhalt aus dem Bindegewebe ins Epithel drangen. Dies geschah auf zweierlei Weise. Die einen gelangten intercellulär nach außen, indem sie sich zwischen den Epithelzellen hindurchdrängten, während andre in die Epithelzellen hineindrangen und sich intracellulär einen Weg bahnten. Auf

diese Weise entstehen oft gewaltige Zerstörungen; wie diese ausgebessert werden, schildert er folgendermaßen: ». . . les bords de la cavité semblent s'émousser, se gonfler en même temps qu'ils subissent une pression normale aux parois. Il se produit simultanément dans le filament branchial un mouvement d'ensemble (contraction? torsion?), les parois se rapprochent et font disparaître assez rapidement, à l'œil du moins, toute trace de solution de continuité. Il m'est avis qu'il pourrait s'agir ici d'une concrescence des éléments épithéliaux restés sains.« Nach Cuénot werden die geschädigten Epithelien wieder ersetzt »par régénération des cellules entamées et aussi par division des cellules saines«, wie er aus den sehr zahlreich vorhandenen Mitosen schließt. De Bruyne hat darüber keine Angaben gemacht und auch bei *Anodonta cellensis* wurde keine Teilung der Nachbarepithelzellen beobachtet. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß das verloren Gegangene der Epithelzellen auf die von Cuénot angegebene Weise wieder ersetzt wird.

De Bruyne ist der Ansicht, daß das Auswandern der Leucocyten ein Excretionsprozeß ist und der Reinigung der Gewebe dient. Daß Wanderzellen oder, wie er sie nennt, Phagocyten Epithelzellen stellenweise wegfressen und so nach außen gelangen, kommt nach ihm daher, daß die Epithelzellen krank wurden und chemotaktisch die Phagocyten anlockten, die schadhaften Stellen zu fressen und nach außen fortzuschaffen. Demselben Zweck dürften wohl auch die Wanderzellen dienen, die M. de Villepoix in beschädigten Teilen des Mantels in großer Menge antraf und denen er den ersten Schutz des verletzten Gewebes zuschrieb. Ebenso fand sie Rassbach »an Schnitten durch solche Teile von Epithelien, die sich unter verletzten Stellen regenerierender Schalenteile befanden«; außerdem beobachtete er »an Schnitten durch regeneriertes Periostracum in demselben eingeschlossen degenerierte Amöbocyten« (vgl. Fig. 52). Aus diesem gelegentlichen Vorkommen der Einschlüsse der Wanderzellen in Schalenteilen, hier speziell im Periostracum, kann aber nicht geschlossen werden, daß die Einschlüsse nun überhaupt zum Aufbau der Schale dienten.

Die Wanderzellen mit ihren verschiedenartigen Einschlüssen zeigen im Aussehen volle Übereinstimmung mit den Lymphzellen, die nach Gutheil in die Zellen des Darmepithels eindringen und dort die zum Teil schon umgewandelten Nahrungsballen in sich aufnehmen, um dann wieder ins Bindegewebe zurückzuwandern und »eine möglichst gleichmäßige Verteilung von Assimilationsmaterial innerhalb des ganzen Tierkörpers« zu bezwecken. — Eine andre Erklärung für die überall

anzutreffenden Wanderzellen mit ihren Einschlüssen gibt Cuénot. Nach ihm stammen die gelben Ballen aus der Pericardialdrüse des Mantels, die wie die Niere excretorischen Charakter hat und in ihren Zellen gelbe Concrementkörner ausscheidet. Diese werden von Amöbocyten aufgenommen, die wieder ins Bindegewebe zurückkriechen, und gelangen dann so mit dem Blutstrom an die äußere Körperoberfläche der Kiemen, der Mundlappen und des Mantels, durch deren Epithelien hindurch sie den Körper verlassen. Demgegenüber gibt Boltzmann zwar die Möglichkeit des Transportes der Concremente auf diesem Wege zu, findet aber, daß die mit Excretion angefüllten, funktionsunfähig gewordenen Zellen der Drüse sich ablösen und durch den Pericardialraum und die Niere nach außen gelangen. Wenn nun auch dieser letztere Weg der einfachere und wahrscheinlichere ist, so daß also wohl die gelben Ballen der Wanderzellen nicht aus der Pericardialdrüse stammen werden, so fällt es doch auf, daß die Einschlüsse beider in Form und Farbe übereinstimmen und sich den verschiedensten Reagenzien gegenüber in der gleichen Weise, ebenso übrigens wie auch die Einschlüsse der Niere und der Leber, verhalten.

Untersucht man all diese aus den verschiedensten Organen stammenden Gebilde, die äußerlich schon so sehr übereinstimmen, mikrochemisch, so findet man, daß sie sämtlich allen angewandten Reagenzien hartnäckigen Widerstand entgegensetzen und sich ihnen gegenüber alle gleich verhalten. In Kalilauge wie in Säuren sind sie unlöslich; auf Zusatz von konzentrierter Salzsäure erhält die ursprünglich gelb-braune Farbe einen grünen Schimmer. Beim Erhitzen und Glühen tritt keine sichtbare Änderung ein. Zu ungefähr denselben mikrochemischen Resultaten kam Frenzel bei seinen Untersuchungen über die Fermentklumpen der Mitteldarmdrüse der Mollusken. Ein Unterschied stellte sich insofern heraus, als Frenzel durch Glühen seiner Fermentklumpen einen farblosen, in Salzsäure löslichen Rückstand erhielt, während bei *Anodonta* stets ein unlöslicher, gelb gefärbter Rückstand blieb. Wenn sich nun auch hieraus die große Ähnlichkeit der sämtlichen gelben Einschlüsse, was Form, Farbe und Verhalten Reagenzien gegenüber anlangt, ergibt, so ist es doch zweifelhaft, daß alle dieselbe chemische Zusammensetzung haben.

Ähnlich wie Stenta für das von ihm bei *Pinna* beschriebene drüsige Organ, das bei dieser Form die Stelle einer Pericardialdrüse vertritt, neben der Secretion eine Excretion herlaufend beschreibt, und wie es ja für die Niere schon lange bekannt ist, ähnlich möchte ich auch der Mitteldarmdrüse eine solche Doppelfunktion zuerkennen und die gelben

als Fermentklumpen beschriebenen Einschlüsse nicht als das eigentliche der Verdauung dienende Secret, als das sie Gutheil ansieht, betrachten, sondern als Excretstoffe. Als Secretionsorgane sondern die drei Organe eine Flüssigkeit ab, die für jedes Organ specifischen Charakter trägt, bei der Niere und vielleicht auch der Pericardialdrüse zur Regulierung des Feuchtigkeitsgehaltes des Körpers abgeschieden wird, bei der Mitteldarmdrüse fermentativen Charakter hat. Daneben fungieren sie als Speicherorgane, indem ihr Epithel Blutbestandteile aufnimmt und in Form der gelben Einschlüsse ausscheidet. Die Zellen üben dabei eine gewisse Wahl aus und nehmen nicht jeden beliebigen Körper auf. Auch die Wanderzellen haben eine solche Doppelfunktion. Einmal holen sie aus dem Darmepithel die Bestandteile der aufgenommenen Nahrung, die dieses selbst nicht verdauen kann oder auch noch nicht ganz verdaut hat, — für letzteres würden die Befunde sprechen, wo man noch Nahrungsballen, die sich mit Osmiumsäure schwärzen und mit Eosin färben, also wohl Fett enthalten, in ihnen antrifft, — und bringen sie in die verschiedenen Körperregionen, wobei sie sie in geeigneter Weise verarbeiten, denn nur selten sieht man Wanderzellen mit eosinophilen Einschlüssen die Körperepithelien passieren. Anderseits befördern sie die Überbleibsel der aufgenommenen Nahrung aus dem Körper hinaus und nehmen dabei Fremdkörper mit, wie Cuénot durch Versuche zeigen konnte; nach Injektionen mit Farblösungen hatten die Wanderzellen diese in sich aufgenommen. Daß die gelben Concremente der Mitteldarmdrüse und Niere (De Bruyne) oder der Pericardialdrüse (Cuénot) von Wanderzellen herausgeschafft würden, dafür fanden sich in den Präparaten keine sicheren Anhaltspunkte.

Im Gegensatz zu andern sind die Wanderzellen nach Chatin keine Blutzellen, sondern Bindegewebszellen, die im Blut und Bindegewebe umherschwimmende braune Körperchen fressen und an die Oberfläche transportieren. Es wären dann die »Rundzellen« Kollmanns, der die gelben Concretionen als Pigmentmassen auffaßt: »Eine andre Form der Ablagerung von Pigment in den Bindesubstanzzellen besteht in der Häufung größerer gefärbter Concretionen . . ., deren wahre Natur noch zu eruieren ist, die aber wahrscheinlich doch als Pigmentmassen aufzufassen sind. . . . Eine sehr eigentümliche Pigmentablagerung haben die Rundzellen des rotbraunen Organes bei *Anodonta*. Bei diesen ist der Kern diffus gelb gefärbt.« Er hat hier, ähnlich wie List, die manchmal als homogene rundliche Körper auftretenden gelben Massen mit dem Kern verwechselt. Auch Rawitz

beschreibt bei den Arcaceen das Vorkommen von Pigment »in Form von dicht gehäuften braunen Körnern« in den Zellen der Bindesubstanz. — Das in den Epithelzellen des Mantelrandes vorkommende Pigment zeigt allerdings ebenfalls körnige Struktur und gelbe bis braune Farbe, dürfte aber wohl kaum durch Wanderzellen in das Epithel geschafft sein, — wenigstens ließ sich nichts beobachten, was darauf hingedeutet hätte, — sondern in den Epithelzellen selbst durch Umwandlung von Blutbestandteilen unter dem Einfluß von Sauerstoff (Faussek) und Licht (List) gebildet werden.

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, auf dessen Anregung ich diese Arbeit vornahm, für das stete, gütige Interesse und seine jederzeit bereite Unterstützung meinen aufrichtigen Dank zu sagen. Auch den Herren Prof. Dr. C. Tönniges und Dr. Harms bin ich für vielerlei Ratschläge, die sie mir während der Ausführung der Untersuchungen zu teil werden ließen, zu Dank verpflichtet.

Marburg i. H., Februar 1913.

Literaturverzeichnis.

1. St. Apáthy, Studien zur Histologie der Naiaden. Nat. Abh. Ungar. Akad. 14. Bd. 1885.
2. D. Barfurth, Der phosphorsaure Kalk der Gastropodenleber. Biolog. Centralblatt. Bd. III. 1883/84.
3. Th. Barrois, Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. Lille, L. Danel, 1885.
4. Fr. Boll, Beiträge zur vergl. Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat. V. Bd. Suppl.
5. H. Boltzmann, Beiträge zur Kenntnis der Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. XVI. 1900.
6. Bronn, Klassen und Ordnungen.
7. C. de Bruyne, De la phagocytose observée, sur le vivant, dans les branchies des Mollusques lamellibranches. Compt. Rend. T. CXVI. 1893.
8. — Contribution à l'étude de la phagocytose. Arch. de Biologie. T. XIV. 1896.
9. J. Carrière, Die Fußdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäßsystem der Lamellibranchier und Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI.
10. — Die Drüsen im Fuße der Lamellibranchier. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. V. 1879.
11. J. Th. Cattie, Über die Wasseraufnahme der Lamellibranchier. Zool. Anzeiger. Bd. VI. 1883.

12. J. Chatin, De la phagocytose chez les Huîtres. Compt. Rend. T. CXXII. 1896.
13. L. Cuénot, L'excrétion chez les Mollusques. Arch. de Biologie. T. XVI. 1900.
14. Erman, Über die automatische Undulation der Nebenkiemen einiger Bivalven. Abh. d. königl. Akak. d. Wissensch. Berlin 1833.
15. V. Faussek, Über die Ablagerung des Pigmentes bei Mytilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXV. 1898.
16. Fleischmann, Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII. 1885.
17. W. Flemming, Die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V.
18. — Untersuchung über Sinnesepithelien der Mollusken. Ibid. Bd. VI.
19. — Über Bindesubstanz und Gefäßwandung im Schwellgewebe der Muscheln. Ibid. Bd. XIII.
20. — Bemerkungen hinsichtlich der Blutbahnen und der Bindesubstanz bei Naiaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX.
21. Joh. Frenzel, Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. I. Teil: Allg. Morphologie und Physiologie des Drüsenepithels. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. XLVIII. 1886.
22. — II. Teil: Spezielle Morphologie des Drüsenepithels. Ibid. Bd. LX. 1893.
23. A. van Gehuchten, Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire. Anat. Anz. Bd. VI. 1891.
24. J. Georgévitch, Recherches sur les glandes du pied des Lamellibranches. Genève. Diss. 1895.
25. H. Griessbach, Über das Gefäßsystem und die Wasseraufnahme bei Naiaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII.
26. — Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Bd. VI. 1883.
27. Grobben, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchier. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. VII. 1888.
28. — Über den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamell. 1891. Ibid. Bd. IX.
29. F. Gutheil, Über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.
30. — Über den Darmkanal und Mitteldarmdrüse von Anod. cell. Schröt. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XCIX.
31. A. Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.
32. R. Hanitsch, Die Wasseraufnahme bei Cyclas und Anodonta. Diss. Jena. 1884.
33. P. Harting, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Verhand. d. Koninkl. Akad. van Wetenschappen. Dertiende Deel. Amsterdam 1873.
34. J. Hazay, Die Molluskenfauna von Budapest. III. Biol. Teil. Malakozool. Blätter. N. F. Bd. IV. Cassel 1881.
35. F. Hermann, Über regressive Metamorphosen des Zellkerns. Anat. Anz. Bd. III. 1888.
36. Th. v. Hessling, Die Perlmuschel und ihre Perlen. Leipzig 1859.

37. H. v. Jhering, Über Hautdrüsen und Hautporen der Gastropoden. Zool. Anz. Bd. XII. 1878.
38. Janssens, Les branchies des Acéphales. La Cellule. T. IX. 1893.
39. Kollmann, Pori aquiferi und Intercellulargänge im Fuße der Lamell. und Gastropoden. Verh. d. naturf. Gesellsch. Basel. Bd. VII. 1885.
40. — Die Bindesubstanz der Acephalen.
41. A. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere: Molluska.
42. F. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Troschel, Arch. f. Naturgesch. 42. Jahrg. Bd. I. Berlin 1876.
43. — Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
44. J. H. List, Becherzellen im Blasenepithel der Amphibien. Biol. Centralblatt.
45. — Über Becherzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.
46. — Zur Kenntnis der Drüsen im Fuße von Thetys. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.
47. Th. List, Über den Einfluß des Lichtes auf die Ablagerung von Pigment. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. VIII. 1899.
48. — Die Mytiliden des Golfes von Neapel. 1. Teil. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 27. Monographie. 1902.
49. F. Müller, Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Diss. Breslau 1885.
50. Paneth, Über die secernierenden Zellen des Darmepithels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.
51. Posner, Über den Bau der Naiadenkieme. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875.
52. R. Rassbach, Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Teichmuschel. Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.
53. — Beiträge zur Kenntnis der Schale u. Schalenregeneration von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.
54. B. Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen. 1. Ostreacea. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. XXII. 1888.
55. — 2. Arcacea, Mytilacea, Unionacea. Ibid. Bd. XXIV. 1890.
56. — 3. Siphoniata; Epicuticulabildung; Allgemeine Betrachtungen. Ibid. Bd. XXVII. 1892.
57. A. Rubbel, Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Flußperlmuschel. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.
58. — Die Entstehung der Perlen bei Margaritana margaritifera. Ibid.
59. — Über Perlen und Perlbildung bei Margaritana margaritifera. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XXXII. 1911.
60. — Beobachtung über die Bildung der Perlen bei Anodonta. Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.
61. Schiefferdecker, Zur Kenntnis des Baues der Schleimdrüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII.
62. P. Schiemenz, Über die Wasseraufnahme bei Lamell. u. Gastropoden. I. Mitt. a. d. zool. Stat. z. Neapel. Bd. V. Leipzig 1884. II. Ibid. Bd. VII. Berlin 1886/87.
63. F. E. Schulze, Epithel und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.
64. Camillo Schneider, Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena 1902.

65. Simroth, Die Sinneswerkzeuge unsrer einheim. Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.
66. W. Stempell, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Diss. Berlin.
67. M. Stenta, Zur Kenntnis der Strömungen im Mantelraume der Lamell. Arb. a. d. zool. Inst. Wien. Bd. XXIV. 1903.
68. — Über ein drüsiges Organ der Pinna. Ibid. Bd. XVI. 1906.
69. Ph. Stöhr, Lehrbuch der Histologie 1887.
70. — Über Schleimdrüsen. Festschrift f. A. Kölliker. Leipzig 1887.
71. G. Techow, Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXXI. 1911.
72. J. Thiele, Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.
73. F. H. Troschel, Über die Brauchbarkeit der Mundlappen u. Kiemen zur Familienunterscheidung. Arch. f. Naturgesch. 13. Jahrg. Berlin 1847.
74. T. Tullberg, Studien über den Bau u. das Wachstum des Hummerpanzers u. der Molluskenschalen. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. XIX.
75. M. de Villepoix, Recherches sur la formation et l'acroissement de la coquille des Mollusques. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. T. XXVIII. 1892.
76. H. Wallengren, Zur Biologie der Muscheln. I. Die Wasserströmungen. II. Die Nahrungsaufnahme. Kongl. Fysiografiska Sällskapets Handlinger. N. F. Bd. XVI. Nr. 2 und 3. Lund 1905.
77. E. Wasserloos, Die Entwicklung der Kiemen bei Cyclas cornea. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXXI. 1910.

Buchstabenerklärung.

aaep, Außenepithel der Mantelrandaußenfalte;
aep, Außenepithel des Mantels;
af, Außenfalte des dorsalen Mantelschlitzes;
aiep, Innenepithel der Mantelrandaußenfalte;
ak, äußere Kieme;
am, Adduktormuskel;
as, Analsipho;
b, Basis der Mundlappen;
bi, Bindegewebe;
bm, Basalmembran;
bs, Branchialsipho;
ca, Kanal;
dep, Enddarmepithel;
dmr, dorsale Mantelrinne;
dms, dorsaler Mantelschlitz;
ep, Epicuticula;
es, epitheliale Schleimzelle;
f, Periostracumfalten;
fu, Fuß;
fz, Flimmerzellen;
h, helle Schicht;
H, Rückseite einer Leiste;
hr, Hinterrand der Mundlappen;
i, Intercellularen;
iep, Innenepithel des Mantels;
if, Innenfalte des dors. Mantelschlitzes;
ik, innere Kieme;
isf, Intersiphonalfalte;
ka, Kalk;
la, Lacune;
lbl, Langersche Blase;
lep, Ligamentepithel;
li, Ligament;
liep, Leistenepithel;
lm, längsgetroffene Muskulatur;

ma, Mantel;
maep, Außenepithel der Mantelrandmittelfalte;
mf, Mittelfalte des dorsalen Mantelschlitzes;
miep, Innenepithel der Mantelrandmittelfalte;
mhep, Mantelhaftepithel;
ml, Mantellinie;
mlaep, Mundlappenaußenepithel;
msz, mittlere Seitenzone;
mul, Mundlappen;
nep, Nahtepithel;
nyep, Nymphenleistenepithel;
osz, obere Seitenzone;
pa, Papillen;
pe, Periostracum;
pi, Pigment;
pm, Perlmutterschicht;
pr, Prismenschicht;
pz, Pinzelzelle;
qm, quergetroffene Muskulatur;
raf, Mantelrandaußenfalte;
res, regenerierende Schleimzelle;
rif, Mantelrandinnenfalte;
rmf, Mantelrandmittelfalte;
rz, Randzone;
sb, Sinnesborsten;
sch, Schale;
se, Secret;
sl, Schlußleisten;
ss, subepitheliale Schleimzelle;
ufr, unterer freier Rand der Mundlappen;
usz, untere Seitenzone;
V, Vorderseite der Leisten;
viep, vorderes Innenepithel der Mundlappen;
wu, Drüsenwulst;
wz, Wanderzellen;
zlr, Zwischenleistenrinne.

Lebenslauf.

Als Sohn des Kaufmanns Hermann Siebert wurde ich, Wilhelm Siebert, am 24. Juni 1888 zu Kassel geboren. Ich bin preußischer Staatsangehöriger und evangelischer Konfession. Den ersten Unterricht erhielt ich in der städtischen Vorschule meiner Vaterstadt; später besuchte ich das Realgymnasium daselbst, welches ich Ostern 1907 mit dem Zeugnis der Reife verließ, um mich dem Studium der Mathematik und Naturwissenschaften zu widmen. Zunächst studierte ich von Ostern 1907 bis Ostern 1908 in Marburg und kehrte nach dreisemestrigem Studium an der Universität München wieder nach Marburg zurück. Das Examen rigorosum bestand ich am 5. März 1913. Meine akademischen Lehrer, denen ich zu großem Dank verpflichtet bin, waren

in Marburg: Bauer, Diels, Fries, Harms, Kayser, Korschelt, Meyer, Richarz, Thiel, Zincke.

in München: v. Baeyer, Doflein, v. Göbel, Goldschmidt, Hegi, Hertwig, Hofmann, Rothpletz.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.